



HAL
open science

Dynamique du modèle de Moran en environnement aléatoire

Arnaud Personne

► **To cite this version:**

Arnaud Personne. Dynamique du modèle de Moran en environnement aléatoire. Equations aux dérivées partielles [math.AP]. Université Clermont Auvergne [2017-2020], 2019. Français. NNT : 2019CLFAC102 . tel-03041557

HAL Id: tel-03041557

<https://theses.hal.science/tel-03041557v1>

Submitted on 5 Dec 2020

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.



École Doctorale des Sciences Fondamentales

Établissement d'inscription : Laboratoire de mathématiques Blaise Pascal UMR 6620

THÈSE DE DOCTORAT EN MATHÉMATIQUES

Spécialité : Mathématiques et Écologie

présentée et soutenue publiquement par

Arnaud PERSONNE

le 13 décembre 2019

Dynamique du modèle de Moran en environnement aléatoire.

Directeur de thèse : **Arnaud GULLIN**

Co-encadrant de thèse : **Jabot FRANCK**

Jury

| | | |
|---------------------------|------------------------------|------------|
| Vincent Bansaye , | PR, CMAP école polytechnique | Rapporteur |
| Patrick Cattiaux , | PR, université de Toulouse | Rapporteur |
| Sylvie Méléard , | PR, CMAP école polytechnique | Examineur |
| Charline Smadi , | CR, IRSTEA | Examineur |

Université Clermont Auvergne

UFR de Mathématiques, LMBP UMR 6620 - CNRS

Campus Universitaire des Cézeaux 3, place Vasarely 63 178 Aubière Cedex France

Remerciements :

Ces lignes clôturent l'écriture de cette thèse. C'est souvent comme ça en mathématiques, on rédige en dernier ce qui se lit en premier.

Pour arriver à écrire ces quelques pages, la route fût souvent longue et bien sinueuse; combien de feuilles déchirées, de lignes raturées, de stylos usés pour parfois rien! Combien d'heures, de jours, de mois passés pour à la fin ne garder qu'une propriété, un lemme, tout au mieux un petit théorème qui une fois sur le papier semble bien simple et sans grand intérêt.

Et pourtant j'aime les mathématiques! J'aime faire des mathématiques.

Car c'est un plaisir, d'oublier les soucis, les banalités du quotidien, d'échapper aux réseaux sociaux aux publicités, "de s'arracher aux évidences de l'existence ordinaire pour se poser des questions extra-ordinaires, ou pour poser de manière extra-ordinaire des questions ordinaires".

Car le thé n'est jamais si parfumé que quand il est servi dans une vieille tasse mal lavée, accompagné d'un bout de chocolat oublié sous une pile de brouillons.

Car je doute que les autres activités des hommes soient aussi pertinentes et rarement aussi utiles. Et puis dans une société où tout va si vite, où la plus part des gens courent après l'argent, le temps, agissent par intérêt et passent une bonne partie de leur temps à faire des choses qu'ils détestent, s'arrêter quelques instants pour réfléchir à ces problèmes occultes est peut être un petit acte de rébellion ou tout simplement une chance!

Car les mathématiques ne se laissent ni corrompre ni acheter, et ne se laissent influencer par une quelconque démonstration de pouvoir. Elles se découvrent qu'à force de patience infinie, de persévérance, de bon sens et d'humilité.

Car je suis sûr qu'il reste quelque part une infinité de théories, qui sauront remplir de joie ceux qui auront la chance d'en découvrir les mécanismes. Et je me dis que ce serait dommage de ne pas faire partie de ceux là.

Car enfin, ces sombres équations, ces froids théorèmes sont en fait les fruits d'idées qui naissent d'une étrange alchimie faite de rencontres, de discussions, de moments conviviaux entre des gens de cultures et d'horizons différentes.

C'est pour cela que je tiens à remercier les personnes qui m'ont donné un coup de pouce, celles qui m'ont donné un coup de main; tous ceux ou celles qui de près comme de loin m'ont aidé à élaborer ces travaux.

Je tiens en premier lieu à exprimer ma gratitude envers les deux personnes sans qui rien de tout cela n'aurait été possible, Arnaud et Franck, mes deux talentueux directeurs de thèse. Quand je suis arrivé à Clermont, je ne savais pas grand chose des probabilités, rien du monde de la recherche, je parlais à peu près aussi bien le "biologiste" que l'anglais. Ils ont du tout m'apprendre, et ce n'était pas gagné! Je les remercie de leurs patiences, de leurs encouragements, de leurs soutiens infailibles, de leurs conseils éclairés et de leurs confiances.

C'était un privilège et un plaisir d'avoir pu travailler sous votre direction.

Mes remerciements se dirigent ensuite vers Vincent et Patrick qui ont eu la gentillesse de bien vouloir être rapporteurs de cette thèse. Vos remarques, vos suggestions, vos corrections ont considérablement enrichi mon point de vu sur le sujet. C'est un honneur pour moi que vous ayez accepté cette lourde tâche.

Je tiens aussi à remercier Sylvie, d'abord pour m'avoir enseigné les rudiments du calcul stochastique puis pour m'avoir présenté Arnaud et Franck. Merci aussi pour tous les bons conseils qui m'ont été si utiles durant ces années. Enfin merci pour avoir accepté de faire parti de mon jury de thèse.

Un grand merci aussi à Charline d'avoir accepté cette même responsabilité. Grâce à toi, j'ai enfin compris que le chant russe était un ingrédient essentiel à la créativité mathématique. Merci surtout pour ton aide et ta bonne humeur permanente.

Je remercie aussi vivement ma Maman, Magalie et Christiane qui ont essayé de corriger les fautes

d'orthographe qui se sont glissées dans ce labyrinthe de symboles et de lettres grecques.

Pour mener à bien ces travaux, j'ai du travailler avec d'autres mathématiciens. Je pense notamment à Edouard Strickler et Michel Benaïm qui m'ont beaucoup appris sur les PDMP. Merci pour la clarté de vos idées et de vos explications, pour votre gentillesse, et pour m'avoir accueilli si chaleureusement à Neuchâtel.

Je pense aussi à tous les membres de la chaire MMB, les diverses présentations auxquelles j'ai eu la chance d'assister, les discussions entre biologistes et mathématiciens ont été pour moi une large source d'inspiration et de savoir.

Je tiens aussi à remercier tous mes collègues du LMBP avec qui j'ai eu la chance de passer ces trois années. Merci pour tous les services que vous avez pu me rendre. Merci surtout à Cédric et Damien que j'ai largement sollicité lors de mes nombreux problèmes d'informatique.

Dans ces lignes, il m'est impossible d'oublier Valérie, Claire, Annick, Karine, Laurence, Sylvie, et tous les membres du secrétariat et de la bibliothèque du LMPB. Merci pour votre aide précieuse.

Durant ces années une dame, discrète, à quotidiennement nettoyer mon bureau, vidé mes corbeilles et parfois même ouvert ma porte tôt le matin quand j'avais oublié les clefs. Je ne sais pas son nom, mais je lui adresse une pensée toute particulière.

Si ces années de thèse se sont déroulées si vite, c'est grâce à la "fine" équipe des doctorants et post-doctorants du LMBP, qui ont bien compris ce que veux dire "travailler dans la bonne humeur". Arthur, Athina, Chaoen, Charlie, Damien, Emline, Fernando, Franck, Gorgui, Maeva, Minh, Renald, Sophie et Valentin, vous allez me manquer.

Je remercie aussi tous mes amis doctorants de Clermont Ferrand, et tous les membres de "doct'auvergne" de "quoi de neuf doc" et "des chercheurs se mettent à nu", avec qui j'ai passé d'excellents moments et de franches rigolades.

Enfin il m'est impossible d'oublier ma famille, mes amis d'enfance et ceux avec qui j'ai partagé mes études. Merci à tous pour votre soutien. Merci Tim pour m'avoir convaincu de faire cette Thèse. Merci Thomas pour ton accueil les vendredis soirs et ton amitié sincère.

Mes derniers remerciements vont à Magalie qui a tout fait pour m'aider et surtout qui m'a supporté dans tout ce que j'ai entrepris.

Table des matières

| | |
|--|------------|
| Table des matières | v |
| Liste des figures | vii |
| Introduction | 1 |
| 0.1 Références | 3 |
| 1 Modèles neutres en écologie | 5 |
| 1.1 Introduction | 6 |
| 1.2 Modèle de Moran avec réservoir infini | 7 |
| 1.2.1 Présentation du modèle | 7 |
| 1.2.2 Premières propriétés | 7 |
| 1.2.3 Évolution de la répartition des espèces | 8 |
| Interprétation backward | 9 |
| Urne de Polya-Hoppe et restaurants chinois. | 10 |
| Mesure invariante et loi d'Ewens | 11 |
| 1.3 Un modèle plus réaliste | 13 |
| 1.3.1 Présentation | 13 |
| 1.3.2 La loi du vecteur d'abondance | 14 |
| 1.3.3 Indice de Simpson | 18 |
| 1.3.4 Conclusion et perspectives. | 19 |
| 1.4 Modèle "neutre" avec sélection et immigration. | 19 |
| 1.5 Références | 23 |
| 2 Étude de la dynamique en sélection faible | 27 |
| 2.1 Première approche | 28 |
| 2.1.1 Approximation diffusion en sélection faible | 29 |
| 2.1.2 Théorème d'approximation diffusion | 30 |
| 2.1.3 Preuve du théorème | 31 |
| Première preuve : un problème de martingale | 32 |
| Seconde preuve : une méthode quantitative | 32 |
| 2.2 Approximation des moments | 35 |
| 2.2.1 La sélection complique le calcul des moments | 35 |
| 2.2.2 Approximation des moments | 36 |
| 2.2.3 Preuve du théorème | 36 |
| L'erreur comme solution d'un système différentiel | 37 |
| Contrôle de la quantité $\ \Delta_t^n(t)\ _2$ | 37 |
| 2.2.4 Quelques applications | 38 |
| Moments du processus de Moran avec sélection | 38 |
| Comparaison entre un modèle neutre et un modèle "neutre en moyenne". | 39 |
| Loi du temps d'atteinte de 1 ou 0 | 40 |
| 2.3 Étude en temps long. | 40 |
| 2.3.1 Un modèle sans immigration. | 41 |

| | | |
|----------|---|------------|
| 2.4 | Le modèle avec immigration et sélection | 42 |
| 2.4.1 | Mesure invariante | 42 |
| 2.4.2 | Vitesse de convergence à l'équilibre | 43 |
| 2.5 | Conclusion et perspectives | 44 |
| 2.6 | Références | 45 |
| 3 | Étude de la dynamique en sélection forte | 47 |
| 3.1 | Convergence en sélection forte | 48 |
| 3.1.1 | Approximation diffusion | 48 |
| 3.2 | Étude des champs de vecteurs | 50 |
| 3.2.1 | En dimension un | 50 |
| 3.2.2 | En dimension deux | 51 |
| 3.2.3 | Conclusion et perspectives. | 56 |
| 3.3 | Etude du processus en environnement aléatoire | 57 |
| 3.3.1 | Notations et quelques propriétés | 57 |
| 3.3.2 | Deux espèces et deux environnements. | 59 |
| | Contexte | 59 |
| | Comportement en temps long du PDMP | 60 |
| 3.3.3 | Propriétés générales | 62 |
| | La même espèce est toujours la plus avantagée | 62 |
| | Une espèce est toujours défavorisée par rapport à une autre. | 62 |
| 3.3.4 | Le cas de trois espèces et deux environnements | 64 |
| | Introduction | 64 |
| | L'espèce neutre envahit la communauté | 66 |
| | Absence de persistance. | 67 |
| 3.3.5 | Persistance des trois espèces. | 69 |
| 3.4 | Conclusion et perspectives | 71 |
| 3.5 | Références | 71 |
| 4 | Articles | 73 |
| 4.1 | Article 1 : On the Simpson index for the Moran process with random selection and immigration. | 74 |
| 4.2 | Article 2 : When can the discrete Moran process be replaced by the Wright-Fisher diffusion? | 113 |
| 4.3 | Article 3 : Moran model with random switching | 143 |
| A | Liste des symboles | III |

Liste des figures

| | | |
|------|---|----|
| 1.1 | Processus des restaurants chinois arrêté après 6 étapes. | 10 |
| 1.2 | Évolution du processus des urnes de Hoppe arrêté après 4 étapes. | 11 |
| 1.3 | Schéma résumant ce modèle. | 14 |
| 1.4 | Schéma résumant la coalescence. | 15 |
| 1.5 | Première simulation des restaurants Chinois donnant la répartition des ancêtres. . . | 16 |
| 1.6 | Principe des restaurants Chinois pour ce modèle | 16 |
| 1.7 | Schéma de coalescence avec les ancêtres. | 18 |
| 1.8 | Comparaison des indices de Simpson des deux modèles (théoriques). On a tracé ici $1 - \mathcal{S}_{eq}$ pour différentes valeurs de θ | 19 |
| 1.9 | Schéma de la dynamique Markovienne | 21 |
| 1.10 | Trajectoires de \mathcal{S}_t pour $m = 0$ | 22 |
| 1.11 | Trajectoires de \mathcal{S}_t pour $m \neq 0$ | 22 |
| 1.12 | Trajectoires de X_t pour $m = 0$ | 22 |
| 1.13 | Trajectoires de X_t pour $m \neq 0$ | 22 |
| 2.1 | Approximation de l'espérance de l'indice de Simpson | 39 |
| 2.2 | Comparaison avec le cas neutre. Les valeurs approchées de $E[\mathcal{S}_t]$ sont obtenues avec la méthode précédente à partir de l'approximation en grande population $X_0 = 0.1$, $m^s = 0.5$, $m = 2$, $p = 0.5$, $c = 5$, la taille du système approchant est 144. | 40 |
| 2.3 | Comparaison avec le cas neutre. Les valeurs approchées de $E[\mathcal{S}_t]$ sont obtenues avec la méthode précédente à partir de l'approximation en grande population $X_0 = 0.5$, $m^s = 1$, $m = 2$, $p = 0.5$, $c = 3$, la taille du système approchant est 144. | 40 |
| 2.4 | Distribution fonction of T_1 for $m = 0$, $p = 0.5$, $X_0 = 0.2$, $s = 2$. The size of the approaching linear system is 100 | 40 |
| 2.5 | Sont représentées ici la variance et l'espérance de l'indice de Simpson à l'équilibre en fonction de m pour plusieurs valeurs de s . $p=0.5$ et la taille du système approchant est 100. | 43 |
| 2.6 | Sont représentées ici la variance et l'espérance de l'indice de Simpson à l'équilibre en fonction de s pour plusieurs valeurs de m . $p=0.5$ et la taille du système approchant est 100. | 43 |
| 3.1 | Représentation des trajectoires dans diverses situations. | 51 |
| 3.2 | Champs de vecteurs dans le cas $m \neq 0$ | 56 |
| 3.3 | Champs de vecteurs pour $m = 0$. Sont représentées 3 trajectoires. $p^x = p^y = 0.3$. . . | 57 |
| 3.4 | Espérance de X_t calculée dans chacun des deux environnements, (moyenne calculée par Monte-Carlo avec 500 trajectoires | 61 |
| 3.5 | Une trajectoire de X_t dans chacun des deux environnements. | 61 |
| 3.6 | Une trajectoire de X_t dans chacun des deux environnements. | 63 |
| 3.7 | Comportement du processus au voisinage de chaque sommet. | 65 |
| 3.8 | Une réalisation du PDMP pour laquelle l'espèce Y s'éteint et les deux autres cohabitent. Les environnements sont $s_1 = [0.4, -0.1]$ et $s_2 = [-0.3, -0.2]$ | 66 |

| | |
|--|-----|
| 3.9 Une réalisation du PDMP pour laquelle les espèces Y et Z s'éteignent. Les environnements sont $[0.4, 0, 2]$ et $[0.1, -0.2]$. | 66 |
| 3.10 Champs de vecteurs pour l'environnement $[\frac{1}{3}, \frac{1}{3}]$. | 67 |
| 3.11 Champs de vecteurs pour l'environnement $[\frac{-3}{8}, 0.25]$. | 67 |
| 3.12 Comportement du processus au voisinage de chaque sommet. | 67 |
| 3.13 L'espèce neutre envahie la communauté. Valeurs des environnements : $[0.33, -0.33]$ et $[-3/8, 0.25]$ | 67 |
| 3.14 Comportement du processus dans la situation précédente | 68 |
| 3.15 Une unique mesure invariante. | 69 |
| 3.16 Trois mesures invariantes. | 69 |
| 3.17 Trajectoire du PDMP où toutes les espèces persistent, $T=1000$, les fitness sont celles de l'exemple précédent. | 70 |
| 4.1 Augmentation de la biodiversité lors d'un changement de fitness | 74 |
| 4.2 Approximation en grande population | 113 |
| 4.3 PDMP | 143 |

Introduction

*« Le mathématicien est un oiselier
capturant dans une volière des
oiseaux aux brillantes couleurs. »*

Platon

Mathématiques et biologie, voici un bien curieux mariage! Et pourtant c'est bien à l'interface entre ces deux disciplines que vont s'inscrire les travaux présentés ici...

Si la biologie apparaît comme une science essentiellement descriptive, qui a pour but de détailler les mécanismes du vivant, elle est aussi une science quantitative et prédictive. L'observation du monde qui nous entoure, permet aux scientifiques de définir des "règles" qui selon eux régissent certains mécanismes. Pour confirmer leurs intuitions, à partir de ces données, ils construisent des modèles qui ont pour but de représenter de façon indépendante, les phénomènes étudiés.

Ainsi les mathématiques trouvent naturellement leur place dans l'étude des modèles suggérés par les biologistes.

Par le passé de nombreuses collaborations entre ces deux domaines ont conduit à des résultats fructueux. L'équation de Michaelis-Menten régissant la vitesse d'une réaction catalysée par un enzyme, les équations de réaction-diffusion d'Alan Turing expliquant la morphogenèse, le modèle de la phyllotaxie de Couder-Douady sont autant d'exemples d'une collaboration entre biologistes et mathématiciens.

Dans cette thèse, nous étudierons d'un point de vue mathématique des modèles de dynamique des populations suggérés par des écologues. Il s'agit d'une branche de l'écologie qui s'intéresse à la fluctuation dans le temps du nombre d'individus au sein d'une population d'êtres vivants. Ce pan de la biologie est très riche et de nombreux modèles existent déjà, chacun adapté à une situation bien particulière. Les modèles les plus basiques sont ceux de Malthus et Verhulst. Ils datent du 19^{ème} siècle et décrivent la dynamique d'une population isolée. Ensuite des modèles plus complexes ont vu le jour comme ceux de Lotka-Volterra qui décrivent la compétition entre des proies et leurs prédateurs ou ceux de Leslie modélisant une communauté structurée en âge.

Plus récemment, les scientifiques se sont intéressés à des modèles probabilistes. En effet certains phénomènes comme le déplacement d'un animal, la mort ou la naissance d'individus, les aléas environnementaux, la réplication de l'ADN semblent être fondamentalement aléatoires. Ces diverses sources d'aléas ont donné naissance à une grande variété de modèles probabilistes et donc à une littérature très vaste sur le sujet. On citera de façon non exhaustive les ouvrages de [MÉLEARD \[2016\]](#), [BACAËR \[2009\]](#) and [GOEL et RICHTER-DYN \[1974\]](#) qui présentent quelques uns de ces modèles.

C'est dans cette branche que se situent les travaux présentés ici. Nous étudierons donc des modèles probabilistes qui simulent l'évolution d'une population composée de plusieurs espèces dans le temps. Ces derniers sont une généralisation des modèles neutres et sont inspirés des modèles de génétiques des populations. L'ouvrage de [CROW et KIMURA \[1970\]](#) présente quelques uns de ces modèles. Ils peuvent être cependant utilisés pour modéliser la dynamique d'une forêt, d'une prairie ou plus généralement d'une communauté dans laquelle les espèces sont d'égales compétitrices.

La partie 1 décrit en détail ces modèles. Néanmoins, nous donnons maintenant quelques éléments de modélisation pour comprendre le contexte dans lequel nous nous plaçons.

Pour fixer les idées, on pourra prendre en guise d'exemple le cas d'une forêt, composée de plusieurs espèces. Au sein de cette forêt les espèces sont supposées avoir les mêmes exigences (nutriments, lumière, eau etc...) et seront donc d'égales compétitrices. Cette forêt est en interaction avec les forêts aux alentours, des espèces pourront être introduites ou réintroduites via un processus d'immigration (des graines pourront être transportées par des oiseaux ou par le vent par exemple). Enfin chaque espèce est sensible aux conditions environnementales, c'est à dire que selon des paramètres environnementaux, certaines auront plus de facilités à se reproduire que d'autres. Par exemple des gelées tardives auront tendance à défavoriser des espèces précoces ou au contraire, de fortes chaleurs les favoriseront. Ainsi un paramètre de sélection propre à chaque espèce et aléatoire permettra de prendre en compte les affinités de cette espèce avec son environnement.

Nous nous intéresserons principalement à l'évolution de la biodiversité au sein d'une communauté de ce type.

Bien évidemment le terme de biodiversité est un peu vague, et nous aurons besoin de définir des notions mathématiques, précises, capables de retranscrire, de mesurer, le fait que la diversité des espèces au sein de la population étudiée est plus ou moins riche. Tout au long de cette étude, le terme de biodiversité prendra mathématiquement plusieurs sens. Nous utiliserons le terme de "persistance" pour signifier que les espèces initialement présentes dans un milieu perdurent dans le temps. Nous choisirons aussi de travailler avec l'indice de Simpson qui peut s'interpréter comme une mesure de la biodiversité. Cet indice couramment utilisé en écologie pour mesurer l'abondance a été proposé par Simpson à la fin des années 50, et repris dans de nombreux articles traitant des modèles neutres : [ETIENNE et OLFF \[2004\]](#), [SIMPSON \[1949\]](#)... L'indice de Simpson mesure la probabilité que deux individus sélectionnés au hasard (et uniformément) appartiennent à la même espèce. Il varie donc de 1 à 0 et permet d'exprimer la dominance d'une espèce lorsqu'il tend vers 1, ou la codominance de plusieurs espèces lorsqu'il tend vers 0. Ainsi c'est un bon indicateur de l'hétérogénéité de la communauté. D'autres indices existent comme l'indice de Shannon ou l'entropie. Mais l'étude de ces derniers n'apportent pas plus de précisions sur les comportements mis en évidence ici.

Nous essaierons donc de construire et d'utiliser des outils mathématiques pour comprendre l'évolution de la diversité au cours du temps de ces modèles de dynamique des populations.

D'autres études comme la répartition spatiale des individus pourraient faire l'objet de résultats intéressants, mais les modèles utilisés sont bien différents de ceux présentés ici.

Les travaux exposés dans cette thèse s'organisent de la façon suivante :

- La première partie sera consacrée à l'étude des modèles neutres sans variance environnementales. Il s'agit de modèles dans lesquels les espèces sont d'égales compétitrices, la dispersion des individus dépend d'un processus de naissance et de mort et d'un processus d'immigration. Nous étudierons deux modèles Markoviens. Le premier est composé d'un réservoir infini, c'est à dire qu'à chaque événement d'immigration, une espèce nouvelle est introduite dans la communauté. Le second, plus réaliste, est composé d'un réservoir évoluant dans le temps. On modélisera sa dynamique par un processus de naissance et mort semblable à celui d'un modèle neutre. On supposera tout de même que le réservoir n'évolue pas à la même échelle de temps que la communauté, ce dernier étant supposé à l'équilibre stochastique. Nous détaillerons aussi les outils mathématiques qui nous permettent d'obtenir des informations sur l'évolution de la biodiversité. En particulier nous adopterons un point de vue "backward", c'est à dire que nous remonterons la généalogie des individus pour obtenir la loi de l'abondance des espèces.

Enfin nous concluons cette partie par la présentation du modèle qui est l'objet d'étude principal de cette thèse. Il s'agit d'une généralisation des modèles neutres au sens où les es-

pèces sont soumises aux fluctuations de l'environnement. Deux sources différentes d'aléas seront donc à prendre en compte. La première est due à l'environnement et sera le plus souvent modélisée par une chaîne de Markov discrète et la seconde, dépendante en partie de la première, est due au processus de naissance et de mort. Le fait de rajouter de la sélection va rendre l'approche traditionnelle, "backward", trop compliquée pour être utilisée. Nous utiliserons donc d'autres outils, en particulier nous adopterons ici une approche "forward" du problème, c'est à dire que nous ne nous intéressons plus à la généalogie de la communauté mais directement à la dynamique suggérée par le modèle.

Ensuite, pour comprendre l'évolution du processus discret quand la population est grande nous serons amenés à considérer d'une part une diffusion continue en temps et d'autre part un PDMP.

- La seconde partie est dédiée à l'étude de l'approximation du modèle discret décrit en partie 1.4 par une diffusion, en sélection et immigration faibles. c'est à dire que nous supposons que la sélection et l'immigration sont inversement proportionnelles à la taille de la population. Nous présenterons un premier théorème qui donne une estimation de l'erreur commise lors de cette approximation. Ensuite nous donnerons une méthode qui permet d'obtenir les moments de l'indice de Simpson dans ce cas précis et donc de comprendre l'évolution de la biodiversité en fonction des paramètres. On complétera ce travail en donnant des informations sur le comportement en temps long de ce processus : mesure invariante et vitesse de convergence vers cette mesure.
- La troisième partie traite de l'approximation du modèle discret décrit en partie 1.4 par un PDMP lorsque l'immigration et la sélection sont fortes, c'est à dire que leurs valeurs ne dépendent pas de la taille de la population. Nous énoncerons un théorème quantifiant l'erreur commise lors de cette approximation.
Puis nous nous demanderons si en absence d'immigration il peut y avoir conservation de la biodiversité.
Une notion mathématique adaptée à cette question est le concept de persistance développé par Michel Benaïm et Sébastien Schreiber. Après avoir repris quelques généralités sur cette théorie, nous donnerons des conditions sur les paramètres de sélections pour qu'il y ait persistance dans le temps des espèces initialement présentes.
A l'inverse, nous mettrons aussi en avant des cas où une espèce envahit définitivement la communauté.
- Enfin ces travaux ont fait l'objet de trois articles disponibles en quatrième partie.

0.1 Références

- BACAËR, N. 2009, *Histoires de mathématiques et de populations*, Le Sel et le Fer, Cassini, ISBN 978-2-84225-101-7, 212 p.. URL <http://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:010051485>. 1
- CROW, J. F. et M. KIMURA. 1970, *An introduction to population genetics theory*, New York, Evans-ton and London : Harper and Row, Publishers, ISBN 0-521-86728-2. 1
- ETIENNE, R. et H. OLFF. 2004, «A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory», *Ecology Letters*, vol. 7, n° 3, p. 170–175. 2
- GOEL, N. et N. RICHTER-DYN. 1974, *Stochastic Models in Biology*, Academic Press. 1
- MÉLEARD, S. 2016, *Modèle probabilistes en écologie et évolution*, Springer. 1
- SIMPSON, E. 1949, «Measurement of diversity», *Nature*, n° 163, p. 688. 2

Chapitre 1

Modèles neutres en écologie

« After years, I have deeply regretted that I did not proceed far enough at least to understand something of the great leading principles of mathematics : for men thus endowed seem to have an extra-sense. »

C.Darwin

Sommaire

| | |
|---|-----------|
| 1.1 Introduction | 6 |
| 1.2 Modèle de Moran avec réservoir infini | 7 |
| 1.2.1 Présentation du modèle | 7 |
| 1.2.2 Premières propriétés | 7 |
| 1.2.3 Évolution de la répartition des espèces | 8 |
| 1.3 Un modèle plus réaliste | 13 |
| 1.3.1 Présentation | 13 |
| 1.3.2 La loi du vecteur d'abondance | 14 |
| 1.3.3 Indice de Simpson | 18 |
| 1.3.4 Conclusion et perspectives. | 19 |
| 1.4 Modèle "neutre" avec sélection et immigration. | 19 |
| 1.5 Références | 23 |

1.1 Introduction

Au début du 20^{ème} siècle les écologistes ont tenté d'expliquer la structure des communautés d'êtres vivants en partant du principe selon lequel, chaque espèce occupe une niche qui lui est propre. Plus précisément, si deux espèces ont des exigences écologiques identiques et sont donc en compétition pour une même ressource, l'une finit par s'approprier le milieu au détriment de l'autre.

Par ce principe, ils mettent en relation la diversité des espèces observées et la complexité du milieu.

Si cette théorie largement développée au siècle dernier apporte des réponses probantes, il s'avère que dans certains cas elle ne peut parvenir à justifier l'existence de certaines populations. Par exemple, certaines forêts tropicales présentent plus de cent espèces d'arbres différentes sur un hectare. Et plusieurs de ces espèces ont clairement des exigences écologiques similaires, et pourtant elles partagent la même niche (cf : [CONDIT et collab. \[1996\]](#)).

Par conséquent, la diversité des espèces présentes sur une même niche écologique ne peut être expliquée par la complexité du milieu, mais plutôt par la dynamique des individus présents sur cette niche. C'est à partir de ce constat que les théories neutres en écologie ont vu le jour. Un des ouvrages marquant à ce sujet est le livre "The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography" ([HUBBELL \[2001\]](#)) paru en 2001. Son auteur Stephen Hubbell, s'inspire de théories similaires déjà utilisées en génétique des populations par [CROW et KIMURA \[1970\]](#), et en biogéographie par [MACARTHUR et WILSON \[1967\]](#), pour construire un modèle axé sur trois grands principes :

1. L'équivalence des espèces : cette hypothèse stipule que des espèces différentes appartenant à la même communauté sont d'identiques compétitrices. C'est à dire qu'elles ont les mêmes taux de naissance, de mortalité, de dispersion et de spéciation. Les individus au sein d'une même espèce sont eux aussi supposés égaux.
2. L'hypothèse nulle : la taille de la communauté étudiée reste constante dans le temps. Cela signifie en particulier que le milieu est saturé i.e toute la place disponible est occupée par les individus, ce qui est le cas des forêts tropicales par exemple.
3. Interférences avec une méta-communauté : certains individus provenant d'un environnement extérieur appelé méta-communauté peuvent immigrer dans la communauté étudiée. Ce processus a pour but de conserver de la biodiversité.

Ce modèle permet donc de construire des patrons dont la composition de la communauté sera uniquement due à la dispersion stochastique des individus. Les modèles neutres ont connu un franc succès au cours des années 2000. Les travaux de [HUBBELL \[2001\]](#), [CONDIT et collab. \[2002\]](#) et [JABOT et CHAVE \[2009\]](#), ont permis de montrer que les prédictions de ce modèle étaient cohérentes avec les observations et les mesures d'abondances d'espèces effectuées sur certaines forêts. Un autre aspect intéressant de ce modèle est qu'il est mathématiquement abordable. Le nombre restreint de paramètres et la dynamique Markovienne en font un modèle relativement simple.

La prochaine section est dédiée à l'étude mathématique de ce modèle. Nous présentons donc le modèle de Moran avec immigration et sans sélection. Il décrit l'évolution d'une population dans le temps, chaque événement correspond à la mort d'un individu et à la naissance d'un autre. L'immigration pourra être représentée de deux façons :

- La première est d'utiliser un réservoir infini c'est à dire qu'à chaque événement d'immigration, une nouvelle espèce est introduite dans la communauté. Ce modèle sera valide quand le nombre d'espèces sera très grand par rapport à la taille de la communauté et que le taux d'immigration est faible (îles, vallées isolées...).
- La seconde est d'utiliser un réservoir constant dans le temps composé seulement d'un nombre fini d'espèces. Ainsi l'immigration pourra introduire des individus d'espèces déjà présentes dans la communauté.

La troisième section sera dédiée à la présentation d'un modèle avec sélection et immigration dont l'étude sera l'objet des parties suivantes.

1.2 Modèle de Moran avec réservoir infini

Le processus de Moran à été introduit en génétique des populations en 1958 (cf : MORAN [1958]) pour décrire la dynamique probabiliste dans une population finie de taille constante dans laquelle plusieurs allèles sont en compétition pour la domination. De façon similaire il modélise la dynamique stochastique d'une population dans laquelle plusieurs espèces, étant d'égaux compétitrices, cohabitent.

1.2.1 Présentation du modèle

Nous considérons une population, dont la taille restera constante dans le temps et composée de plusieurs espèces.

Notation 1. Soient :

- J la taille de la communauté (population) étudiée.
- X_n^i la proportion d'individus de l'espèce $i \in \mathbb{N}$ dans la communauté à l'événement $n \in \mathbb{N}$. On note \mathcal{I}_J l'ensemble des valeurs possibles pour cette variable, $\mathcal{I}_J = \{0, \frac{1}{J}, \dots, 1\}$.
- X_n le vecteur d'abondance ayant pour coordonnée i , X_n^i .

La dynamique d'évolution suit le schéma suivant :

1. L'individu désigné pour mourir sera choisi uniformément parmi les individus de la communauté.
2. Celui qui le remplace choisira son parent dans la communauté avec probabilité $1 - m$ (filiation) ou sera d'une nouvelle espèce avec probabilité m (immigration). Le paramètre m est compris entre 0 et 1.

Remarque 1. D'un point de vu biologique le paramètre m représente les interactions entre la communauté étudiée et l'environnement extérieur, plus de détails sur le rôle du paramètre m se trouvent dans GILLESPIE [1976] . Dans le cas d'une forêt, le phénomène d'immigration correspondrait aux individus introduits par l'intermédiaire des oiseaux ou des vents qui transportent des graines.

1.2.2 Premières propriétés

On suppose, dans cette partie, $m > 0$.

Le processus à temps discret $(X_n^i)_{n>0}$ est une chaîne de Markov à valeurs dans $\mathcal{I}_J = \{0, \frac{1}{J}, \dots, 1\}$, ayant un seul état absorbant 0.

On peut calculer les probabilités de transition d'un état vers l'autre. Sur un pas de temps, la proportion d'individus peut varier d'une quantité $\Delta = \frac{1}{J}$. C'est à dire que l'espèce i peut :

- gagner un individu avec probabilité $P_{x^{i+}}$
- perdre un individu avec probabilité $P_{x^{i-}}$
- ne pas varier avec probabilité $1 - P_{x^{i+}} - P_{x^{i-}}$

Les probabilités sont définies si dessous :

$$\begin{aligned} P_{x^{i+}} &= \mathbb{P}(X_{n+1}^i = x + \Delta | X_n = x) = (1 - x^i)(1 - m)x^i \\ P_{x^{i-}} &= \mathbb{P}(X_{n+1}^i = x - \Delta | X_n = x) = x^i \left(m + (1 - m)(1 - x^i) \right), \end{aligned}$$

L'immigration rajoute toujours de nouvelles espèces sans réintroduire celles déjà présentes dans la communauté. Alors chaque espèce présente va finir par disparaître pour laisser place à une autre. La propriété suivante justifie ce phénomène.

Proposition 1.

Soit $m > 0$. Le processus à temps discret $(X_n^i)_{n > 0}$ est une sur-martingale positive vérifiant $\mathbb{E}_x[X_n] = x(1 - \frac{m}{J})^n$.

Par conséquent,

$$\mathbb{P}(\lim_{n \rightarrow \infty} X_n^i = 0) = 1$$

Démonstration.

Pour justifier cela, calculons l'espérance conditionnelle sur un pas de temps :

$$\mathbb{E}[X_{n+1}^i - x | X_n^i = x] = \frac{1}{J} (P_{x^{i+}} - P_{x^{i-}}) = -\frac{mx}{J}$$

Cette quantité étant négative ou nulle, $(X_n^i)_{n > 0}$ est bien une sur-martingale. Ensuite en conditionnant par rapport au temps précédent on obtient :

$$\mathbb{E}_x[X_n^i] = (1 - \frac{m}{J}) \mathbb{E}_x[X_{n-1}^i] = x(1 - \frac{m}{J})^n$$

Ce qui conclut la preuve. □

Puisque chaque espèce est vouée à disparaître il est légitime de vouloir calculer le temps moyen de survie d'une espèce :

Notation 2.

On note T le temps aléatoire défini par : $T = \inf\{n : X_n^1 = 0\}$.

(Comme les X^i ont la même loi, on choisit X^1 ici.)

Proposition 2.

Le temps de survie moyen d'une espèce dans la communauté, présente initialement en quantité x , est inférieur à $\frac{xJ^2}{m}$ et supérieur à $\frac{xJ}{m}$

Démonstration.

On a dans un premier temps $\mathbb{E}_x[X_n^i] \leq \mathbb{P}(T \geq n) \times 1 + 0 \times \mathbb{P}(T \leq n) \leq \mathbb{P}(T \geq n)$

Ensuite, $\mathbb{E}_x[JX_n^i] = \mathbb{E}_x[JX_n^i \mathbb{1}_{X_n^i \geq 1}] \geq \mathbb{E}_x[\mathbb{1}_{X_n^i \geq 1}] \geq \mathbb{P}(T > n)$

Les deux inégalités donnent donc $\mathbb{E}_x[X_n^i] \leq \mathbb{P}(T > n) \leq \mathbb{E}_x[X_n^i] J$

En appliquant le fait que $\mathbb{E}_x[T] = \sum_{n \geq 0} \mathbb{P}(T > n)$, on en déduit l'inégalité $\frac{xJ}{m} \leq \mathbb{E}_x[T] \leq \frac{xJ^2}{m}$ □

1.2.3 Évolution de la répartition des espèces

Dans cette partie on ne s'intéresse plus à la dynamique d'une espèce en particulier mais à l'abondance c'est à dire au nombre d'espèces représentées par un nombre d'individus à un instant donné.

Notation 3.

Soit w_n^i le nombre d'espèces comportant i individus au temps n .

Soit encore W_n le vecteur de taille J ayant pour i ème coordonnée, w_n^i .

On note encore $\mathscr{W} = \{W : \sum_{i=1}^J i w^i = J\}$

Proposition 3. On suppose $m > 0$. Le processus à temps discret W_n est une chaîne de Markov irréductible et apériodique sur l'ensemble fini \mathscr{W} . Il existe donc une mesure de probabilité sur \mathscr{W} telle que $\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}(W_n = W) = \mu(W)$

Pour obtenir cette mesure invariante, il est nécessaire de regarder le problème sous un autre angle, celui du coalescent, c'est dire que l'on va remonter le temps. Le coalescent est un modèle rétrospectif (backward) issu de la génétique des populations qui utilise un échantillon d'individus et étudie l'histoire de ces individus sous une certaine dynamique. Ce point de vue va nous permettre de simplifier les calculs. En effet, la généalogie de l'échantillon est simulée génération après génération en remontant le temps, donc seules les parties intéressantes sont calculées. Cette approche est différente de l'approche classique (forward) décrite ci-dessus qui consiste à considérer une population et à simuler son évolution génération après génération en avançant dans le temps. La théorie du coalescent est née en 1982 avec KINGMAN [1982] et s'est développée au fil des ans avec notamment les travaux de DONNELLY et TAVARÉ [1995], NEUHAUSER [1997]. Aujourd'hui la coalescence fait l'objet d'une théorie qui dépasse le cadre de cette présentation. Pour approfondir le sujet on peut consulter les livres de WAKELEY [2006], PITMAN [2006], BERESTYCKI [2009].

Interprétation backward

Considérons donc une abondance donnée, dont on aimerait connaître la probabilité sous la mesure invariante.

On va alors remonter les générations.

A l'instant 0 la communauté est composée de J individus, mais à l'instant précédent seuls $J - 1$ de ces individus étaient présents. L'un d'eux est "récent" dans la communauté. Celui-ci vient soit du réservoir et est alors d'une nouvelle espèce, soit d'un des $J - 1$ individus présents à l'étape précédente dont il est le fils.

Alors à l'étape suivante (en remontant le temps) on a :

— coalescence de deux individus de l'échantillon avec probabilité : $(1 - m)$

ou

— spéciation avec probabilité : m

Maintenant l'échantillon qui nous intéresse est constitué de $J - 1$ individus. Alors le dernier évènement produit est encore soit une coalescence avec probabilité $1 - m$ soit l'apparition d'une nouvelle espèce avec probabilité m . Mais la probabilité qu'une coalescence concerne notre échantillon de taille $J - 1$ est $\frac{(J-1)(J-2)}{J(J-1)}$, de même la probabilité qu'une spéciation affecte notre échantillon est $\frac{J-1}{J}$.

Ainsi conditionnellement au fait que l'évènement précédent n'affecte que l'échantillon étudié, la probabilité d'avoir :

— une coalescence est : $\frac{(1-m) \frac{(J-2)(J-1)}{J(J-1)}}{m \frac{J-1}{J} + (1-m) \frac{(J-2)(J-1)}{J(J-1)}}$,

— une spéciation est : $\frac{m \frac{J-1}{J}}{(1-m) \frac{(J-2)(J-1)}{J(J-1)} + m \frac{J-1}{J}}$.

Notons que ces probabilités sont faciles à calculer car le choix du "mort" et du nouvel arrivant ne dépend pas de l'espèce par le principe de neutralité. Le choix de ces deux individus est en effet uniforme.

Plus généralement pour un échantillon de taille k , le dernier évènement qui s'est produit conditionnellement au fait qu'il concerne l'échantillon étudié est une :

— coalescence avec probabilité $\frac{(1-m) \frac{k(k-1)}{J(J-1)}}{m \frac{k}{J} + (1-m) \frac{k(k-1)}{J(J-1)}} = \frac{\theta}{k-1+\theta}$,

— ou une spéciation avec probabilité $\frac{m \frac{k}{J}}{(1-m) \frac{k(k-1)}{J(J-1)} + m \frac{k}{J}} = \frac{k-1}{k-1+\theta}$,

avec $\theta = \frac{m(J-1)}{1-m}$.

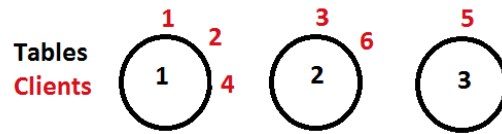


FIGURE 1.1 – Processus des restaurants chinois arrêté après 6 étapes.

Maintenant puisqu'on cherche la probabilité d'une abondance sous la mesure invariante, cela laisse supposer que le temps écoulé jusqu'à cette abondance est infini. Autrement dit on peut remonter le coalescent dans le passé jusqu'à obtenir un seul individu, l'ancêtre commun de l'échantillon initial.

Si maintenant on part de cet ancêtre pour aller vers le présent, sur cette lignée chaque événement sera l'apparition d'un nouvel individu (au bout de $k-1$ étapes la population sera de taille k). Celui-ci sera le fils d'un ancêtre avec probabilité $\frac{1}{k+\theta}$ ou d'une nouvelle espèce avec probabilité $\frac{\theta}{k+\theta}$ où k est la taille de la population avant l'apparition du nouvel individu. S'il y a filiation par neutralité, le choix du père est uniforme.

Ce processus est en fait identique à celui des processus des restaurants chinois (cf : [CHAFAI et col-lab. \[2013\]](#)), arrêté ici après J étapes, qui est encore équivalent à celui de l'urne de Hoppe encore arrêtée après J étapes, se référer à [MÉLEARD \[2016\]](#) pour plus de précisions.

La partie suivante est dédiée à la présentation de ces modèles.

Urne de Polya-Hoppe et restaurants chinois.

1. Restaurants Chinois :

Soit un restaurant composé dans notre cas de tables circulaires numérotées de 1 à J . On s'intéresse à la disposition de clients numérotés de 1, 2, ..., J venant successivement s'asseoir aux tables selon la dynamique suivante :

- Le premier s'assied à la première table.
- Une fois les k premiers clients assis à n tables différentes le $k+1$ client s'assoit à une nouvelle table avec probabilité $\frac{\theta}{k+\theta}$ ou à côté d'un client déjà assis avec probabilité $\frac{1}{k+\theta}$.

Dans ce modèle, les tables correspondent aux espèces et le nombre de clients assis à la table j correspond au nombre d'individus de l'espèce j dans le modèle précédent.

Notons w_n^i le nombre de tables comportant i clients après que n clients soient assis. Et W_n le vecteur ayant pour coordonnée i , w_n^i . Soit encore $v(W_n)$ la probabilité d'obtenir un tel vecteur avec le processus des restaurants Chinois.

2. L'urne de Polya-Hoppe :

Considérons une urne composée initialement d'une boule blanche ayant un poids θ . A chaque événement on va rajouter une boule dans l'urne selon le principe suivant :

Au k ème événement, une boule est tirée puis est remise dans l'urne.

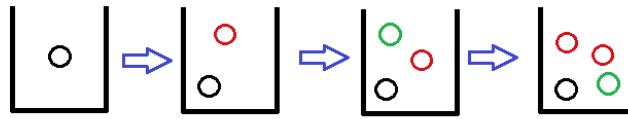


FIGURE 1.2 – Évolution du processus des urnes de Hoppe arrêté après 4 étapes.

- si la boule tirée est blanche on rajoute dans l’urne en plus de la blanche une boule d’une nouvelle couleur de poids 1.
- Si une boule colorée est choisie, on la remet dans l’urne en rajoutant une autre boule de la même couleur et de poids 1.

On effectue J tirages de la sorte, avec J couleurs possibles. Le choix de la boule blanche correspond à l’apparition d’une nouvelle espèce et le choix d’une boule colorée à un événement de filiation.

Avant le $(k + 1)$ -ième tirage, il y a donc $k + 1$ boules dans l’urne. La boule blanche sera choisie avec avec probabilité $\frac{\theta}{\theta+k}$, une autre boule avec $\frac{1}{\theta+k}$.

Notons w_n^i le nombre de couleurs ayant i boules (la blanche exclue) après n tirages. Et W_n le vecteur ayant pour coordonnée i , w_n^i . Soit encore $\tilde{\nu}(W_n)$ la probabilité d’obtenir un tel vecteur avec le processus de l’urne de Hoppe.

Théorème 1. *Le coalescent de taille J , le processus des restaurants Chinois et l’urne de Hoppe arrêtés après J étapes sont des processus équivalents, au sens où pour tout $W \in \mathscr{W}$, $\mu(W) = \nu(W) = \tilde{\nu}(W)$.*

Démonstration. La preuve de ce résultat se trouve par exemple dans [CHAFAI et MALRIEU \[2016\]](#). □

L’analogie entre ces modèles va faciliter le calcul de la loi d’abondance à l’équilibre.

Mesure invariante et loi d’Ewens

C’est à l’Australien Warren Ewens que l’on doit la formule que l’on va étudier dans cette partie. Elle a été découverte en étudiant un problème de génétique des populations dans les années 1960. Plus d’informations sur le sujet se trouvent dans son livre [EWENS et WARREN \[2004\]](#) ou dans celui de [KINGMAN \[1980\]](#).

Théorème 2.

Soit J la taille de la communauté et $W \in \mathscr{W}$ alors

$$P[W] = \frac{J!}{\theta_J} \prod_{i=1}^J \frac{1}{w^i!} \left(\frac{\theta}{i}\right)^{w^i} \quad \text{où} \quad \theta_J = \prod_{i=1}^J (\theta + i - 1)$$

Démonstration. Il suffit donc de montrer que la distribution des clients autour des tables pour le processus des restaurants chinois est donnée par la formule d’Ewens. Soit $W \in \mathscr{W}$. Assimilons la répartition des clients autour des tables à une permutation non ordonnée, c’est à dire qu’il n’y a

pas d'ordre à l'intérieur de chaque cycle. En effet chaque disposition des clients correspond une unique permutation non ordonnée et inversement. Notons qu'autour de chaque table les clients s'assoient selon le sens horaire donc toutes les permutations ordonnées ayant les mêmes nombres à l'intérieur de chaque cycle correspondent à une même disposition des clients autour des tables. De même l'ordre entre des cycles n'intervient pas. Le numéro des clients suffit à déterminer l'ordre de création des tables. Par exemple la permutation qui correspond au schéma 1.1 est $\{1, 2, 4\}\{3, 6\}\{5\}$. A chaque élément de \mathscr{W}_J , on peut associer plusieurs permutations. Par exemple la précédente est associé à $W_6 = (1, 1, 1)$.

Par neutralité, les individus sont identiques et donc deux permutations ayant le même nombre de cycles de même taille, c'est à dire qui correspondent au même élément de \mathscr{W} ont la même probabilité d'arriver. Alors la probabilité $P[W]$ recherchée correspond au nombre de permutations d'un ensemble de J éléments ayant w^1 cycles de longueur 1, w^2 de longueur 2, etc... multiplié par la probabilité d'avoir une permutation en particulier.

Lemme 1.

La probabilité d'obtenir une permutation σ associée à W_J est

$$P(\sigma) = \prod_{i=1}^J (i-1)!^{w_i} \frac{\theta^{\sum_{k=1}^J w_k}}{\theta_J}$$

Démonstration.

Tout d'abord le terme θ_J est commun à la probabilité de toutes les permutations de taille J . Seul le numérateur va nous intéresser. Pour qu'une permutation σ soit associée à W_J il faut

- qu'il y ait eu $\sum_{k=1}^J w_J^k$ tables occupées et donc il y a eu $\sum_{k=1}^J w_J^k$ choix de nouvelles tables d'où $\theta^{\sum_{k=1}^J w_J^k}$
- ensuite $\prod_{i=1}^J (i-1)!^{w_i}$ correspond aux éléments de spéciation. Pour que σ ait un cycle de longueur i il faut que $i-1$ clients se soient assis à côté de ceux déjà présents. Le second avait un choix, le second en avait trois et ainsi de suite. Ceci justifie le $(i-1)!^{w_i}$.

□

Lemme 2.

Le nombre de permutations associées à un même W_J est exactement $\frac{J!}{\prod_{j=1}^J (j!)^{w_j^j} w_j^j!}$

Démonstration. Il faut dénombrer les permutations non ordonnées ayant w_J^1 cycles de longueurs 1, w_J^2 cycles de longueurs 2... etc

Pour cela on choisit w_J^1 nombres parmi J que l'on range dans w_J^1 cases sans tenir compte de l'ordre des cases, puis $2w_J^2$ parmi $J - w_J^1$ éléments que l'on range dans w_J^2 cases de deux éléments sans tenir compte de l'ordre des w_J^2 cases, et ainsi de suite.

Ce qui donne $\binom{J}{w_J^1} \times \binom{J-w_J^1}{2w_J^2} \frac{\binom{2w_J^2}{2} \times \binom{2w_J^2-2}{2} \times \dots \times 1}{w_J^2!} \times \binom{J-w_J^1-2w_J^2}{3w_J^3} \times \dots = \frac{J!}{\prod_{j=1}^J j!^{w_j^j} w_j^j!}$ □

Enfin la multiplication des deux quantités donne le résultat.

□

Rappelons que l'indice de Simpson moyen à l'équilibre est la probabilité que deux individus, pris de façon uniforme dans la population à l'équilibre stochastique, soient de la même espèce, on le note \mathcal{S}_{eq} .

Définition 1. On note \mathcal{S}_{eq} l'espérance de l'indice de Simpson calculé pour une population supposée à l'équilibre stochastique.

Corollaire 1. L'indice de Simpson moyen à l'équilibre, \mathcal{S}_{eq} (calculé pour la mesure invariante du processus) vaut $\frac{1}{1+\theta}$.

Démonstration.

Plaçons nous au temps t , pour que deux individus soient de la même espèce il faut :

- soit qu'ils aient été affectés par le dernier événement et que celui-ci soit une filiation
- soit qu'il soient de la même espèce au temps $t - 1$ et donc qu'ils n'aient pas été affectés par le dernier évènement.

Alors si on note $D(t)$ la probabilité qu'au temps t deux individus sélectionnés uniformément au hasard soient de la même espèce, on obtient :

$$\begin{aligned} D(t) &= \frac{2}{J(J-1)} \frac{J-1}{\theta+J-1} + D(t-1) \left(\left(1 - \frac{2}{J(J-1)}\right) \frac{J-1}{J-1+\theta} + \frac{\theta}{\theta+J-1} \left(1 - \frac{2}{J(J-1)}\right) \right) \\ &= \frac{2}{J(\theta+J-1)} + D(t-1) \left(1 - \frac{2}{J(J-1+\theta)} - \frac{2\theta}{J(J-1+\theta)}\right) \end{aligned}$$

Si maintenant on se place à l'équilibre, on a $\mathcal{S}_{eq} = E[D(t)] = E[D(t-1)]$ et en remplaçant dans l'équation précédente, on obtient : $\mathcal{S}_{eq} = \frac{1}{1+\theta}$

□

1.3 Un modèle plus réaliste

Ce modèle et la présentation qui suit sont inspirés des travaux de [ETIENNE et OLFF \[2004\]](#) et [ETIENNE \[2005\]](#). Nous reprenons leurs résultats en détaillant un peu plus la preuve.

1.3.1 Présentation

Considérons maintenant deux communautés. La première que l'on nommera le "réservoir" sera de taille R et aura une dynamique similaire à celle décrite dans la partie précédente 1.2. Elle évoluera avec un taux θ . On peut relier θ aux différentes données du modèle de la même façon qu'en 1.2.3. La seconde, celle que l'on étudie a encore la même dynamique qu'en 1.2 cependant lors d'un évènement d'immigration le nouvel arrivant sera choisi uniformément au hasard dans la première communauté. Elle sera de taille J et évoluera à taux I .

Hypothèses 1. On suppose que :

- Les deux communautés sont supposées à l'équilibre stochastique. C'est à dire que l'abondance des espèces dans le réservoir suit la loi d'Ewens avec un taux θ .
- Le réservoir et la communauté évoluent avec deux échelles de temps différentes, le réservoir évoluant très lentement par rapport à la communauté.
- Les hypothèses de neutralité (au sein des individus d'une même espèce et entre les espèces) sont conservées.

Bien entendu le fait de considérer un modèle plus complexe va rendre les calculs plus difficiles. Le modèle est encore Markovien et on pourrait calculer les probabilités de transition entre les états. Cependant la vision "backward" va toujours nous permettre, sous les hypothèses précédentes, d'obtenir la loi du vecteur d'abondance.

Ce qui suit est inspiré des travaux de [ETIENNE et OLFF \[2004\]](#).

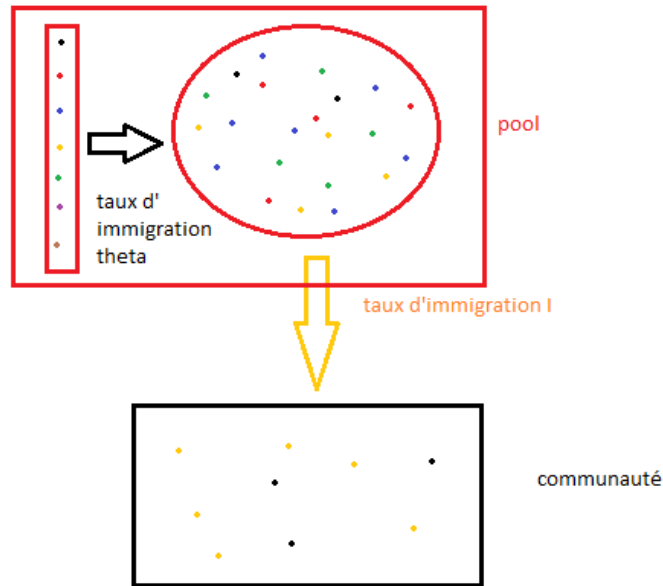


FIGURE 1.3 – Schéma résumant ce modèle.

1.3.2 La loi du vecteur d'abondance

On considère donc une abondance donnée W on suppose de plus que la communauté est à l'équilibre (c'est à dire que le temps dans le passé est infini) et que la population est de taille J fixée.

On cherche donc à calculer la probabilité d'obtenir une abondance particulière W (cf 3) sous la mesure invariante. Cependant pour obtenir cette probabilité il faut remonter la généalogie des individus qui représentent cette abondance.

Cette généalogie est en deux parties, une première concerne la communauté étudiée une seconde s'effectue dans le réservoir sous réserve de connaître la répartition des ancêtres.

Ainsi, si on connaît, pour chaque individu, son ancêtre et l'espèce de cet ancêtre on sera en mesure de connaître l'espèce de chaque individu.

Une façon équivalente de voir les choses et de dire que l'on est en mesure de calculer la probabilité d'une abondance particulière à condition de connaître le nombre d'ancêtres de chaque espèce et le nombre de descendants de chacun.

Introduisons les notations suivantes qui seront valables dans toute cette section :

Notation 4.

Soient les quantités suivantes :

- A : le nombre d'ancêtres dans le réservoir de la population étudiée.
- S : le nombres d'espèces.
- J_i : le nombre d'individus de l'espèce i parmi les J .
- a_i : le nombre d'ancêtres de l'espèce i ($\sum a_i = A$).
- $a_{i,j}$: le j ème ancêtre de l'espèce i .
- $n_{i,j}$: le nombre de descendants de l'ancêtre j de l'espèce i
- $\sigma_i = \{n_{i,a_1}, \dots, n_{i,a_i}\}$ la descendance ancestrale de l'espèce i
- ψ_σ : le nombre d'espèces dans la communauté ayant la même descendance ancestrale σ .

— $\phi_{i,j}$: le nombre d'ancêtres de l'espèce i ayant j descendants

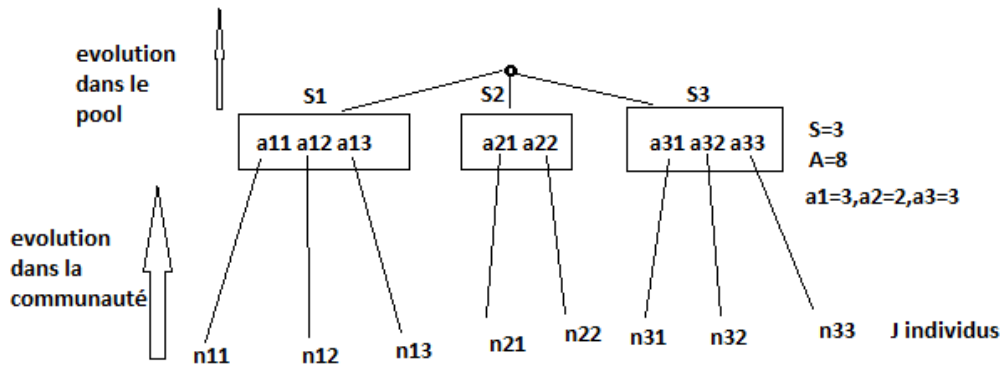


FIGURE 1.4 – Schéma résumant la coalescence.

On peut résumer l'information, grâce aux ensembles suivants $\mathcal{N}_S = \{\{n_{1,1} \dots n_{1,a_1}\}, \dots, \{n_{S,1} \dots n_{S,a_s}\}\}$. Ou de façon équivalente grâce à $N_S (J_1, \dots, J_S) = \{(\phi_{1,1}, \dots, \phi_{1,J_1}), \dots, (\phi_{S,j}, \dots, \phi_{S,J_S})\}$. Cependant, plusieurs de ces ensembles mènent à la même abondance W . Il faut donc sommer leurs probabilités. On obtient alors :

$$P(W) = \sum P(N_S)$$

La somme étant sur les N_S menant à l'abondance désirée.

Par ex, si $W = (1, 1, 1)$, alors $S = 3$ et $J = 6$, numérotions les espèces dans l'ordre croissant de leur nombre d'individus. On obtient alors six N_S qui mènent à cette abondance, ils sont exactement : $N_3^1 = \{1, (0, 1), (3, 0, 0)\}$, $N_3^2 = \{1, (2, 0), (3, 0, 0)\}$, $nN_3^3 = \{1, (0, 1), (1, 1, 0)\}$, $N_3^4 = \{1, (2, 0), (3, 0, 0)\}$, $N_3^5 = \{1, (0, 1), (0, 0, 1)\}$, $N_3^6 = \{1, (2, 0), (0, 0, 1)\}$.

Il reste maintenant à calculer $P(N_S)$.

Théorème 3.

Supposons connus les $\phi_{i,j}$, $i, j \leq S$ et N_S défini comme précédemment. Alors

$$P(N_S) = \frac{J!}{\prod_{i=1}^S [\prod_{j=1}^J (j!)^{\phi_{i,j}} \phi_{i,j}]} \times \frac{\theta^S}{\theta_A} \prod (i-1)^{\alpha_i} \times \frac{I^A}{I_J} \prod (i-1)^{\beta_i}$$

où α_i est le nombre d'espèces ayant i ancêtres et β_i le nombre d'ancêtres ayant i descendants.

Éléments de preuve 1.

Reprenons la vision en coalescent, qui comme on l'a vu est équivalente au niveau de la loi à un processus des restaurants chinois.

La généalogie se divise ici en deux temps. La première étape se situe dans le réservoir et concerne la généalogie des ancêtres de la population étudiée. L'abondance des ancêtres suit la loi d'Ewens décrite précédemment. La seconde partie concerne la généalogie des individus de la communauté, on remonte le temps jusqu'à obtenir les ancêtres issus du réservoir.

Le fait de considérer que le réservoir évolue à une échelle de temps beaucoup plus grande que la communauté nous assure que le réservoir aura peu évolué durant le temps qui sépare l'ancêtre commun de la communauté étudiée.

Autrement dit l'ordre d'arrivée des ancêtres dans la communauté ne dépend pas de la dynamique du réservoir.

On va simuler la coalescence en simulant deux processus des restaurants chinois indépendants : un qui donnera les ancêtres avec un taux θ et un autre qui donnera la population actuelle sachant quels sont les ancêtres avec un taux I .



FIGURE 1.5 – Première simulation des restaurants Chinois donnant la répartition des ancêtres.

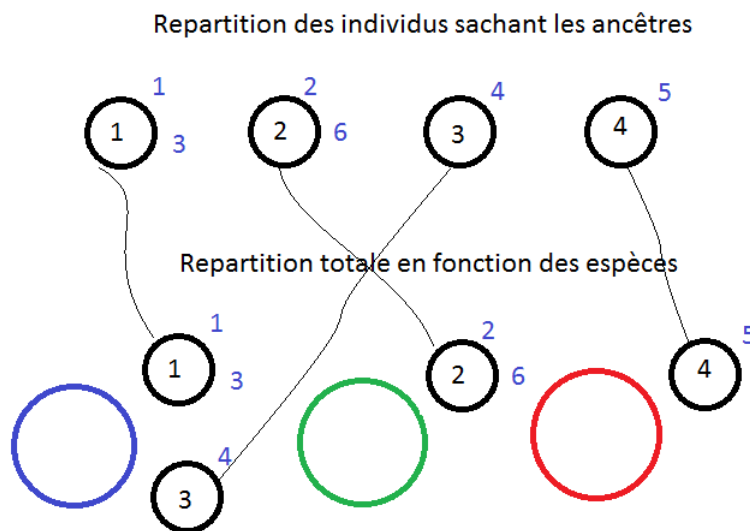


FIGURE 1.6 – Principe des restaurants Chinois pour ce modèle

On obtiendra donc des tables de tables (cf :1.6) qui sont représentées par des permutations de permutations d'un ensemble à J éléments.

Par exemple une possibilité d'évènement correspondant à N_3^3 est $\{\{2\}; \{1, 4\}; \{5\}\{3, 6\}\}$. Cela signifie que l'espèce 1 avait un ancêtre qui se retrouve dans la communauté actuelle, que l'espèce deux avait un ancêtre qui a eu un descendant, que l'espèce trois a eu deux ancêtres l'un n'ayant pas de descendant autre que lui et le second en a eu un.

Remarque 2. 1. Dans tous les cas, tous les vecteurs de permutations correspondant à un même N_S auront la même structure. Par exemple $\{\{.\}; \{., .\}; \{\{., .\}\}$ pour N_3^3 .

2. Le fait de connaître N_S nous permet de connaître le nombre d'espèces et l'abondance des ancêtres de chaque espèce. Or, toutes les trajectoires du "double processus des restaurants chinois" ayant le même nombre d'ancêtres et le même nombre d'espèces ont la même probabilité d'arriver. Il suffira donc de calculer la probabilité d'une trajectoire et de la multiplier

par le nombre de trajectoires.

Commençons par calculer le nombre d'évènements menant à un certain N_S , les individus sont numérotés de 1 à J selon leur ordre de passage :

Lemme 3. Soit un N_S fixé alors le nombre de trajectoires du "double processus des restaurants Chinois" correspondant à N_S est $\frac{J!}{\prod_{i=1}^S (\prod_{j=1}^i (j!)^{\phi_{i,j}} \phi_{i,j}!) \prod_{l=1}^S \psi_l!}$.

Éléments de preuve 2. Ce nombre correspond donc au nombre d'ensembles de S permutations dont la i ème est composée de a_i cycles dont le j ème est de taille $n_{i,j}$. Cela correspond si on reprend l'exemple de la remarque précédente 2 au nombre d'ensembles différents que l'on obtient en rangeant les nombres 1, ..., 6 dans $\{\{.\}; \{.,.\}; \{\{.,.\}\}$.

Plus généralement considérons un N_S ou de façon équivalente un \mathcal{N}_S . Rangeons par classes toutes les espèces ayant la même descendance ancestrale et notons les $\sigma_1, \dots, \sigma_l$ un représentant de chaque groupe. Notons encore $|\sigma_i|$ le nombre d'individus compris dans σ_i

Toutes les espèces appartenant à une même classe ont le même nombre d'individus, choisissons donc $|\sigma_1| \psi_{\sigma_1}$ nombres parmi les J puis répartissons les dans chacune des espèces sans tenir compte de l'ordre des espèces car par le principe des restaurants chinois l'espèce arrivée en premier sera celle ayant le plus petit nombre et ainsi de suite. Ce qui donne $\binom{J}{|\sigma_1| \psi_{\sigma_1}} \times \frac{\binom{|\sigma_1| \psi_{\sigma_1}}{|\sigma_1|} \times \binom{|\sigma_1| \psi_{\sigma_1} - 1}{|\sigma_1|} \times \dots \times 1}{\psi_{\sigma_1}!} = \frac{J!}{\psi_{\sigma_1}! |\sigma_1|^{\psi_{\sigma_1}} (J - |\sigma_1| \psi_{\sigma_1})!}$ possibilités puis recommençons avec les $J - |\sigma_1| \psi_{\sigma_1}$ nombres restants pour les espèces de la classe de σ_2 et ainsi de suite ...

Ce qui nous donne au total $\frac{J!}{\prod_{i=1}^l \psi_{\sigma_i}! |\sigma_i|^{\psi_{\sigma_i}}}$ possibilités.

Maintenant que l'on a attribué les individus à chaque espèce, au sein de chaque espèce, il faut les répartir selon leur ancêtre. Le nombre de possibilités correspond donc au nombre de permutations que l'on peut obtenir à partir de J_i nombres avec a_i cycles dont le j ème est de taille $n_{i,j}$. Ce calcul est le même que celui déjà fait dans la partie précédente 2.

On obtient alors $\prod_{i=1}^S \frac{J_i!}{\prod_{j=1}^i (j!)^{\phi_{i,j}} \phi_{i,j}!}$ possibilités.

Il reste maintenant à multiplier les deux quantités obtenues. En remarquant que $\prod_{i=1}^S J_i = \prod_{i=1}^l |\sigma_i|^{\psi_{\sigma_i}}$, on obtient le résultat annoncé.

Lemme 4.

La probabilité d'obtenir un ensemble de permutations à J éléments correspondant à un N_S est $\frac{\theta^S}{\theta_A} \prod (i-1)^{\alpha_i} \times \frac{I^A}{I} \prod (i-1)^{\beta_i}$ où α_i est le nombre d'espèces ayant i ancêtres et β_i le nombre d'ancêtres ayant i descendants.

Démonstration. Remontons la généalogie à partir de la communauté étudiée, on aboutit alors à un échantillon de A ancêtres qui sont par exemple numérotés selon leur ordre d'arrivée dans la communauté. (cf figure 1.7)

La probabilité d'obtenir un tel échantillon est obtenue par le même raisonnement que dans le lemme 1, en simulant un processus de restaurants chinois de A étapes évoluant à taux θ . Elle vaut $P(\sigma_A) = \frac{\theta^S}{\theta_A} \prod (i-1)^{\alpha_i}$ où α_i est le nombre d'espèces ayant i ancêtres. Maintenant il faut calculer la probabilité d'obtenir l'abondance désirée connaissant l'espèce de chaque ancêtre. Mais cela revient à calculer la probabilité d'obtenir une permutation composée de A cycles avec β_1 cycles de longueur 1, β_2 de longueur 2 etc... (β_i étant le nombre d'ancêtre ayant i descendants) avec un processus des restaurants chinois à taux I .

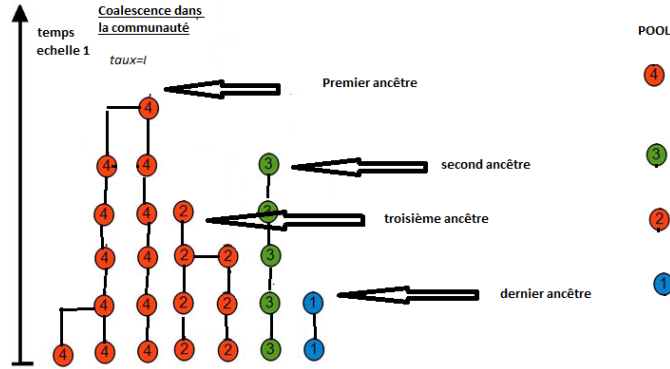


FIGURE 1.7 – Schéma de coalescence avec les ancêtres.

Une telle probabilité vaut $\frac{I^A}{I^J} \prod (i-1)!^{\beta_i}$.

Enfin la probabilité d'obtenir un ensemble de permutations à J éléments correspond à la probabilité d'obtenir une abondance particulière d'ancêtre via la dynamique du réservoir multiplié par la probabilité d'obtenir l'ensemble de permutation sachant les ancêtres. Soit au final $\frac{\theta^S}{\theta_A} \prod (i-1)!^{\alpha_i} \times \frac{I^A}{I^J} \prod (i-1)!^{\beta_i}$

□

Enfin par neutralité, les ensembles de permutations codant pour un même N_S ont tous la même probabilité d'arriver. Et donc la probabilité d'obtenir une abondance W via ce modèle est, si on note Ω l'ensemble des N_S correspondant à W :

$$P(W) = \sum_{\Omega} \frac{J!}{\prod_{i=1}^S [\prod_{j=1}^{J_i} (j!)^{\phi_{i,j}} \phi_{i,j}!] \prod_{l=1}^S \psi_l} \times \frac{\theta^S}{\theta_A} \prod (i-1)!^{\alpha_i} \times \frac{I^A}{I^J} \prod (i-1)!^{\beta_i} \quad (1.1)$$

1.3.3 Indice de Simpson

Rappelons que l'indice de Simpson moyen à l'équilibre est la probabilité que deux individus, pris de façon uniforme dans la population à l'équilibre stochastique, soient de la même espèce, on le note \mathcal{S}_{eq} .

Proposition 4. *L'indice de Simpson moyen à l'équilibre (calculé pour la mesure invariante du processus) vaut $\mathcal{S}_{eq} = \frac{1}{1+\theta} \times \frac{1}{1+I}$.*

Démonstration. Il est alors possible de calculer la probabilité que deux individus pris au hasard ne soient pas de la même espèce. En effet, pour cela, il faut et il suffit que ces individus n'aient pas le même ancêtre et que leurs ancêtres respectifs ne soient pas de la même espèce. Ainsi comme ces deux événements sont indépendants on obtient : $1 - \mathcal{S}_{eq} = \frac{\theta}{1+\theta} \times \frac{1}{1+I}$. Le calcul de chacune de ces quantités est analogue à celui du corollaire 1.

□

On notera la présence du facteur $\frac{\theta}{1+\theta}$ en plus par rapport au modèle de la partie précédente. Quand θ est grand, ce facteur vaut presque 1 et on doit être proche de la situation précédente. En effet θ grand signifie que l'on favorise l'apparition de nouvelles espèces et donc le pool est proche d'un pool uniforme. Regardons sur quelques exemples comment ceci influe :

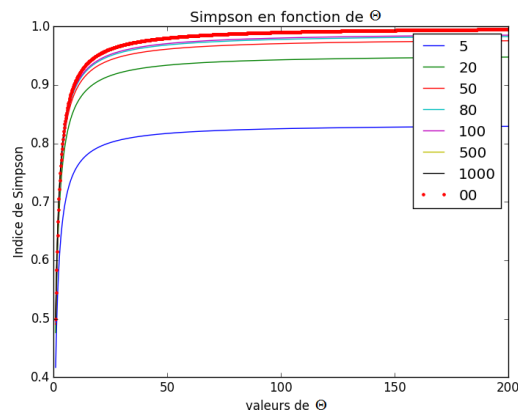


FIGURE 1.8 – Comparaison des indices de Simpson des deux modèles (théoriques). On a tracé ici $1 - \mathcal{L}_{eq}$ pour différentes valeurs de θ .

Remarque 3. On notera que ce modèle a tendance à augmenter l'indice de Simpson par rapport au modèle avec pool uniforme. Ceci signifie que certaines espèces sont représentées avec un plus grand nombre d'individus. En effet, la proportion des individus dans le réservoir n'étant plus uniforme, une espèce sera en proportion dominante dans le pool et elle aura alors tendance à envahir davantage la communauté.

1.3.4 Conclusion et perspectives.

Même si la théorie de la coalescence est très riche et mathématiquement très pertinente, ses applications sont assez limitées. En effet pour former une généalogie on est obligé de supposer qu'on se situe à l'équilibre stochastique, et donc cette théorie ne nous permet pas d'obtenir l'évolution d'une espèce sur un temps relativement court où la situation initiale joue encore un rôle important. De plus une expression telle que 1.1 est en réalité très peu pratique car les N_S ne sont pas faciles à lister en général, surtout quand la taille de la population étudiée est grande. C'est ici une des principales limites de l'interprétation "backward" d'un tel modèle.

Un autre argument majeur qui nous a permis de montrer l'équivalence au niveau de la loi entre le processus des restaurants chinois arrêté à J étapes et le coalescent de taille J est le fait que les espèces et les individus étaient d'égaux compétiteurs. Si on veut rajouter de la sélection alors la généalogie devient encore plus complexe. Plusieurs modèles incluant la sélection ont déjà été élaborés, on pourra consulter les travaux de KLUTH et BAAKE et de ETHERIDGE et GRIFFITHS [2009] ou plus récemment ceux de CASANOVA et SPANO [2018] et CASANOVA et SMADI [2019] pour plus d'informations à ce sujet.

1.4 Modèle "neutre" avec sélection et immigration.

L'intérêt principal de ce modèle neutre est qu'il prédit des distributions d'abondance d'espèces assez proches de celles que l'on observe dans la réalité comme nous l'avons déjà évoqué dans l'introduction.

En revanche, ces modèles prédisent des durées de vie d'espèces irréalistes. Par exemple, RICKLEFS [2006] estime qu'une espèce de passereaux européens, composée de 14.43×10^8 individus, et ayant une espérance de vie de 3 ans mettrait, selon ce modèle neutre, 86×10^6 années pour s'éteindre. Ceci est clairement beaucoup trop long.

De telles incohérences ont été aussi mises en évidence sur des forêts. En particulier CHISHOLM et collab. [2014], en étudiant 4000 espèces d'arbres sur une durée de plus de 20 ans montrent que la variance de la taille de population d'une espèce était en réalité plus grande que celle généralement prédite par les modèles neutres.

Il semblerait alors que des mécanismes autres que la dynamique stochastique décrite précédemment jouent un rôle prépondérants. Il s'agirait de prendre en compte dans notre modèle les variations environnementales aléatoires comme les changements climatiques, l'apparition ou la disparition de prédateurs ou de maladies spécifiques (ou autres phénomènes extérieurs) favorisant ou défavorisant certaines espèces.

Suite à ce constat, de nombreuses études ont été effectuées sur des modèles comportant de la sélection environnementale tout d'abord pour valider la cohérence de ces modèles par rapport aux données mesurées sur le terrain. On citera par exemple les travaux de [KALYUZHNY et collab. \[2015\]](#), [JABOT et LOHIER](#), [KRONE et NEUHAUSER \[1997\]](#). Mais aussi d'un point de vu plus théorique, avec les études de [GRIFFITHS et TAVARÉ \[1994\]](#), [DEPPERSCHMIDT et collab. \[2012\]](#), [STEINRUCKEN et collab. \[2013\]](#), [DANINO et collab. \[2016\]](#), [FUNG et collab. \[2017\]](#), [GRIESHAMMER \[2018\]](#), [DANINO et collab. \[2018\]](#), [DANINO et SHNERB \[2018b\]](#), [DANINO et SHNERB \[2018a\]](#), [CORON et collab. \[2018\]](#), [GILLESPIE \[1985\]](#), [TAYLOR \[2008\]](#).

Cette partie sera donc dédiée à la présentation d'un modèle avec sélection environnementale dont nous ferons l'étude dans les parties suivantes. Il a été suggéré par [KALYUZHNY et collab. \[2015\]](#) et peut être rapproché des modèles "neutres" car le processus stochastique de sélection est supposé d'espérance nulle. Ainsi chaque espèce évolue dans des périodes de temps où l'environnement est favorable ou défavorable de sorte qu'en moyenne sur une grande période une espèce n'est pas plus favorisée qu'une autre.

La dynamique sera la même que celle décrite précédemment, le seul changement s'effectuera au niveau du choix du parent lors d'un évènement de filiation, c'est à dire lors du remplacement d'un individu par le fils d'un autre individu de la communauté.

Notation 5.

Soient :

- J la taille de la communauté étudiée.
- $\mathbb{S} = \{1, \dots, S+1\}$ avec $S+1$ le nombre total d'espèces pouvant être présentes dans la communauté. (On choisit $S+1$ car comme la taille de la communauté est constante, la connaissance des S premières espèces permettent de déduire la quantité d'individus de la $S+1^{\text{ème}}$).
- X_n^i la proportion d'individus de l'espèce $i \in \mathbb{S}$ dans la communauté à l'évènement $n \in \mathbb{N}$. On note \mathcal{J} l'ensemble des valeurs possibles pour cette variable, $\mathcal{J} = \{0, \frac{1}{J}, \dots, 1\}$.
- X_n le vecteur d'abondance ayant pour coordonnée i , X_n^i .

Le processus d'évolution suit le schéma suivant, à l'étape n :

- L'individu désigné pour mourir sera choisi uniformément parmi les individus de la communauté.
- Celui qui le remplace choisira son parent dans la communauté avec probabilité $1 - m_n$ (filiation) ou un parent issu du processus d'immigration avec probabilité m_n (immigration). Le paramètre m_n est compris entre 0 et 1, il peut être dépendant du temps et aléatoire.
- S'il y a immigration le parent choisi est de l'espèce i , avec probabilité p_n^i , $i \in \mathbb{S}$. Les p_n^i sont tels que $\sum_{i \in \mathbb{S}} p_n^i = 1$, ils peuvent aussi être aléatoires. On note p_n le vecteur ayant pour coordonnée i , p_n^i .

- Lors d'une filiation, le parent est choisi comme étant de l'espèce i avec probabilité $\frac{X_n^i(1+s_n^i)}{1 + \sum_{k=1}^{S+1} X_n^k s_n^k}$.

Les s_n^i , $i \in \mathbb{S}$, représentent des avantages sélectifs (fitness) dus à l'environnement. Ils peuvent donc dépendre du temps et être aléatoires. La probabilité décrite précédemment correspond à l'instant n au poids de l'espèce i divisé par le poids totale de la communauté.

On supposera aussi $s_n^{S+1} = 0$, quitte à re-normaliser tous les coefficients par $s_n^i = \frac{\tilde{s}_n^i - \tilde{s}_n^{S+1}}{1 + \tilde{s}_n^{S+1}}$.

Enfin on note s_n le vecteur ayant pour coordonnée i , s_n^i .

On se place en environnement aléatoire, c'est à dire qu'on supposera que les processus m_n, p_n, s_n sont Markoviens, indépendants entre eux. Leurs lois dépend d'un environnement extérieur, indépendant de l'espace ou est défini X_t .

Notation 6. — On note toujours \mathcal{S}_t l'indice de Simpson au temps t pour ce modèle, il s'exprime à partir des X_t^i :

$$\mathcal{S}_t = \sum_{i=1}^{S+1} X_t^i \left(X_t^i - \frac{1}{J-1} \right) \in [0, 1]$$

— On note encore $U_n = (X_n, m_n, p_n, s_n)$ le vecteur donnant l'état de la population et de l'environnement au temps n .

Remarque 4.

Le choix fait ici pour introduire de la sélection est l'un des plus simples, et s'inspire de modèles issus de la génétique des populations précédemment cités.

Il existe bien sûr de nombreuses possibilités pour le choix de la loi de $(s_n)_{n \in \mathbb{N}}$, dans la suite on s'intéressera essentiellement au cas d'un processus de sauts.

Ici la sélection influence seulement le choix du père lors du processus de filiation et n'a aucun effet sur la mortalité. Ce choix peut être critiquable mais est justifié d'un point de vue biologique par les travaux de [CHESSON et WARNER \[1981\]](#) et [KALYUZHNY et collab. \[2015\]](#).

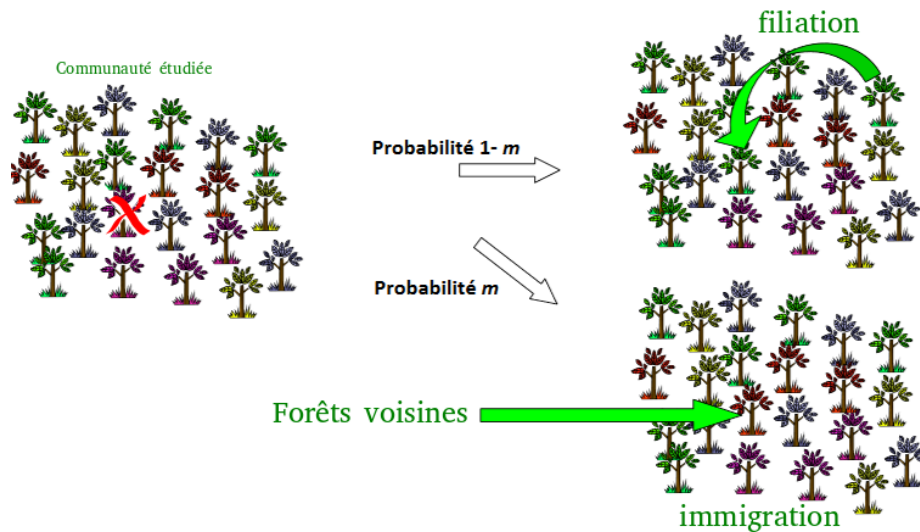


FIGURE 1.9 – Schéma de la dynamique Markovienne

La dynamique est donc composée de deux processus distincts, l'immigration qui à pour consé-

quence de conserver de la biodiversité en rajoutant des individus d'espèces potentiellement disparues dans la communauté et le processus de filiation qui modélise les interactions dans un milieu fermé. Seul il conduirait à l'invasion définitive de la communauté par une seule espèce.

Il est bien sûr possible de simuler la dynamique temporelle de ce modèle. Les graphes suivants en donnent une première idée .

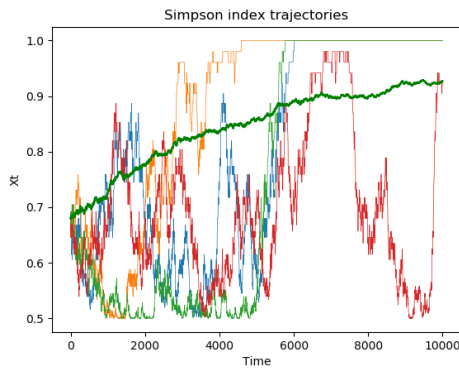


FIGURE 1.10 – Trajectoires de \mathcal{S}_t pour $m = 0$

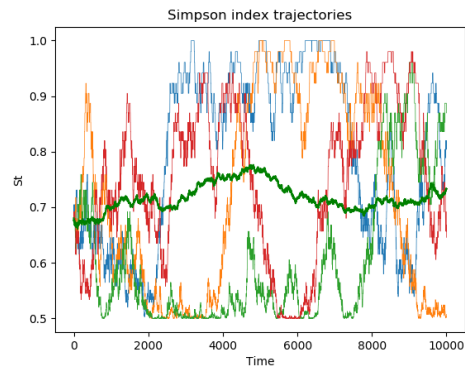


FIGURE 1.11 – Trajectoires de \mathcal{S}_t pour $m \neq 0$

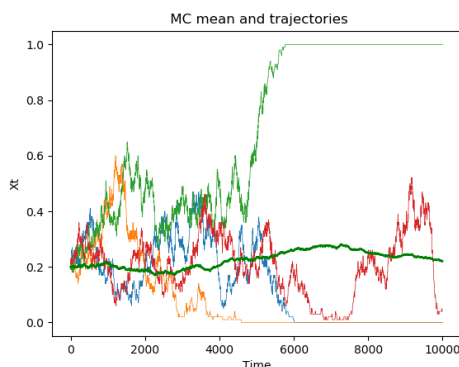


FIGURE 1.12 – Trajectoires de X_t pour $m = 0$

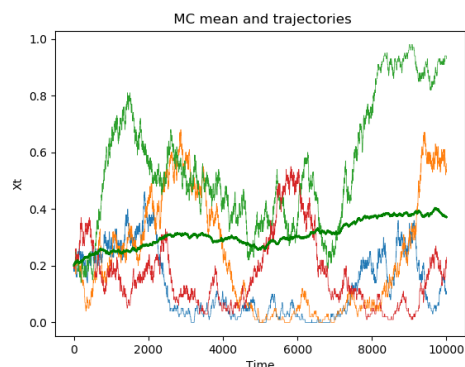


FIGURE 1.13 – Trajectoires de X_t pour $m \neq 0$

Sont tracés sur ces figures différentes trajectoires de \mathcal{S}_t (figures 1.10 et 1.11) et de X_t (figures 1.12 1.13) pour $m = 0$ et $m \neq 0$ ainsi qu'une moyenne Monte-Carlo calculée à partir de 100 trajectoires (courbe verte foncée). Lorsque m est nul une espèce envahit définitivement la communauté

1.12 en un temps qui semble fini et l'indice de Simpson moyen tend vers 1 (1.10). En revanche si m est non nul, même si une espèce envahit la communauté, le processus d'immigration permet de réintroduire d'autres espèces (1.13). En moyenne l'indice de Simpson semble converger en temps long vers une valeur fixe (1.11) différente de 1.

Un modèle numérique nous donne une intuition sur le comportement des processus cependant une étude mathématique approfondie est nécessaire pour comprendre complètement la dynamique de ce modèle. Le chapitre suivant est donc dédié à l'étude mathématique de ce processus.

1.5 Références

- BERESTYCKI, N. 2009, «Recent progress in coalescent theory», *Ensaos Matemáticos. Sociedade Brasileira de Ma-temática*, vol. 16. 9
- CASANOVA, A. G. et C. SMADI. 2019, «Multidimensional lambda-wright-fisher processes with general frequency-dependent selection.», *arXiv :1903.06406*. 19
- CASANOVA, A. G. et D. SPANO. 2018, «Duality and fixation in zeta-wright-fisher processes with frequency- dependent selection.», *The Annals of Applied Probability*, vol. 28, n° 1, p. 250–284. 19
- CHAFAI, D., Y. DOUMERC et F. MALRIEU. 2013, «Processus des restaurants chinois et loi d'Ewens», *Revue de Mathématiques Spéciales (RMS)*, vol. 123, n° 3, p. 56–74. URL <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00806514>. 10
- CHAFAI, D. et F. MALRIEU. 2016, *Recueil de Modèles Aléatoires*, vol. 78, doi :10.1007/978-3-662-49768-5. 11
- CHESSON, P. et R. WARNER. 1981, «Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems», *American Naturalist*, vol. 117, doi :10.1086/283778, p. 923–943. 21
- CHISHOLM, R., R. CONDIT, K. RAHMAN, P. BAKER, S. BUNYAVEJCHEWIN, Y.-Y. CHEN, G. CHUYONG, H. DATTARAJA, S. DAVIES, C. EWANGO et collab.. 2014, «Temporal variability of forest communities : empirical estimates of population change in 4000 tree species», *Ecology letters*, vol. 17, n° 7, p. 855–865. 19
- CONDIT, R., S. HUBBELL, J. LAFRANKIE et R. SUKUMAR. 1996, «Species-area and species-individual relationships for tropical trees : A comparison of three 50-ha plots», *journal of ecology*, vol. 84, p. 549–562. 6
- CONDIT, R., N. PITMAN, E. LEIGH, J. CHAVE, J. TERBORGH, R. FOSTER, P. NÚÑEZ, S. AGUILAR, R. VALENCIA, G. VILLA et collab.. 2002, «Beta-diversity in tropical forest trees», *Science*, vol. 295, n° 5555, p. 666–669. 6
- CORON, C., S. MÉLÉARD et D. VILLEMONAIS. 2018, «Impact of demography on extinction/fixation events», To appear in *Journal of Mathematical Biology*. 20
- CROW, J. F. et M. KIMURA. 1970, *An introduction to population genetics theory*, New York, Evans-ton and London : Harper and Row, Publishers, ISBN 0-521-86728-2. 6
- DANINO, M., D. KESSLER et N. SHNERB. 2018, «Stability of two-species communities : drift, environmental stochasticity, storage effect and selection», *Theoretical population biology*, vol. 119, p. 57–71. 20
- DANINO, M. et N. SHNERB. 2018a, «Fixation and absorption in a fluctuating environment», *Journal of theoretical biology*, vol. 441, p. 84–92. 20

- DANINO, M. et N. SHNERB. 2018b, «Theory of time-averaged neutral dynamics with environmental stochasticity», *Physical Review E*, vol. 97, n° 4, p. 042 406. [20](#)
- DANINO, M., N. SHNERB, S. AZAELE, W. KUNIN et D. KESSLER. 2016, «The effect of environmental stochasticity on species richness in neutral communities», *Journal of Theoretical biology*, vol. 409, p. 155–164. [20](#)
- DEPPERSCHMIDT, A., A. GREVEN, et P. PFAELHUBER. 2012, «Tree- valued fleming-viot dynamics with mutation and selection.», *Ann. Appl. Probab.*, , n° 22, p. 2560–2615. [20](#)
- DONNELLY, P. et S. TAVARÉ. 1995, «Coalescents and genealogical structure under neutrality.», *Annual Review of Genetics*, , n° 29, p. 401–421. [9](#)
- ETHERIDGE, A. et R. GRIFFITHS. 2009, «A coalescent dual process in a moran model with genic selection», *Theoretical Population Biology*, vol. 75, n° 4, p. 320 – 330. [19](#)
- ETIENNE, R. 2005, «A new sampling formula for neutral biodiversity», *Ecology letters*, vol. 8, n° 3, p. 253–260. [13](#)
- ETIENNE, R. et H. OLFF. 2004, «A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory», *Ecology Letters*, vol. 7, n° 3, p. 170–175. [13](#)
- EWENS, W. et J. WARREN. 2004, *Mathematical population genetics. I, Interdisciplinary Applied Mathematics*, vol. 27, 2^e éd., Springer-Verlag, New York, ISBN 0-387-20191-2, xx+417 p., doi : 10.1007/978-0-387-21822-9. URL <https://doi.org/10.1007/978-0-387-21822-9>, theoretical introduction. [11](#)
- FUNG, T., J. O'DWYER et R. CHISHOLM. 2017, «Species-abundance distributions under colored environmental noise», *Journal of mathematical biology*, vol. 74, n° 1-2, p. 289–311. [20](#)
- GILLESPIE, J. H. 1976, «The role of migration in the genetic structure of populations in temporally and spatially varying environments ii. island models», *Theoretical Population Biology*, vol. 10, n° 2, p. 227 – 238. [7](#)
- GILLESPIE, J. H. 1985, «The interaction of genetic drift and mutation with selection in a fluctuating environment», *Theoretical Population Biology*, vol. 27, n° 2, p. 222 – 237. [20](#)
- GRIESHAMMER, M. 2018, «Genealogical distance under selection», *arXiv :1804.07917*. [20](#)
- GRIFFITHS, R. et S. TAVARÉ. 1994, «Sampling theory for neutral alleles in a varying environment», *Philos. Trans. R. Soc. London*, , n° 344, p. 403–410. [20](#)
- HUBBELL, S. 2001, *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, Springer, Princeton University Press, Princeton, NJ. [6](#)
- JABOT, F. et J. CHAVE. 2009, «Inferring the parameters of the neutral theory of biodiversity using phylogenetic information and implications for tropical forests», *Ecology letters*, vol. 12, n° 3, p. 239–248. [6](#)
- JABOT, F. et J.-V. N. P. Y. P. LOHIER, T. «Non-random correlation of species dynamics in tropical tree communities», . [20](#)
- KALYUZHNY, M., R. KADMON et N. SHNERB. 2015, «A neutral theory with environmental stochasticity explains static and dynamic properties of ecological communities», *Ecology letters*, vol. 18, n° 6, p. 572–580. [20](#), [21](#)
- KINGMAN, J. 1982, «The coalescent», *Stochastic Processes and their Applications*, , n° 13, p. 235–248. [9](#)

- KINGMAN, J. F. C. 1980, *Mathematics of genetic diversity*, Society for Industrial and Applied Mathematics (SIAM), volume 34 de CBMS-NSF Regional Conference Series in Applied Mathematics. 11
- KLUTH, S. et E. BAAKE. «The moran model with selection : fixation probabilities, ancestral lines, and an alternative particle representation.», *Theor Popul Biol*, vol. 12, p. 90–104. 19
- KRONE, S. et C. NEUHAUSER. 1997, «ancestral process with selection», *Theoretical Population Biology*, vol. 51, p. 210–237. 20
- MACARTHUR, R. H. et E. O. WILSON. 1967, *The theory of island biogeography*, Princeton, NJ : Princeton University Press. 6
- MORAN, P. A. P. 1958, «Random processes in genetics», *Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society.*, vol. 54, n° 1, p. 60–71. 7
- MÉLEARD, S. 2016, *Modèle probabilistes en écologie et évolution*, Springer. 10
- NEUHAUSER, C. 1997, «The genealogy of samples in models with selection», *Genetics*, , n° 145, p. 519–534. 9
- PITMAN, J. 2006, *Combinatorial stochastic processes*, Springer, Notes de cours de la XXXIIème École d'été de Probabilités de Saint-Flour, juillet 7–24, 2002. 9
- RICKLEFS, R. E. 2006, «Global diversification rates of passerine birds», *Ecology*, vol. 87, n° 10, p. 2468–2478. 19
- STEINRUCKEN, M., Y.-X.-R. WANG et Y.-S. YUN S.SONG. 2013, «An explicit transition density expansion for a multi allelic wright-fisher diffusion with general diploid selection», *Theor Popul Biol.*, , n° 83, p. 1–14. 20
- TAYLOR, J. E. 2008, «Environmental variation, fluctuating selection and genetic drift in subdivided populations», *Theoretical Population Biology*, vol. 74, n° 3, doi :<https://doi.org/10.1016/j.tpb.2008.07.005>, p. 233 – 250, ISSN 0040-5809. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0040580908000774>. 20
- WAKELEY, J. 2006, *An Introduction to Coalescent Theory*, Roberts and Co. 9

Chapitre 2

Étude de la dynamique en sélection faible

*« Une preuve mathématique n'est
en fait qu'une suite de trivialisés.
Enfin, localement du moins... »*

J-M Bismut

Sommaire

| | |
|--|-----------|
| 2.1 Première approche | 28 |
| 2.1.1 Approximation diffusion en sélection faible | 29 |
| 2.1.2 Théorème d'approximation diffusion | 30 |
| 2.1.3 Preuve du théorème | 31 |
| 2.2 Approximation des moments | 35 |
| 2.2.1 La sélection complique le calcul des moments | 35 |
| 2.2.2 Approximation des moments | 36 |
| 2.2.3 Preuve du théorème | 36 |
| 2.2.4 Quelques applications | 38 |
| 2.3 Étude en temps long. | 40 |
| 2.3.1 Un modèle sans immigration. | 41 |
| 2.4 Le modèle avec immigration et sélection | 42 |
| 2.4.1 Mesure invariante | 42 |
| 2.4.2 Vitesse de convergence à l'équilibre | 43 |
| 2.5 Conclusion et perspectives | 44 |
| 2.6 Références | 45 |

2.1 Première approche

Cette partie a fait l'objet d'un article ([GUILLIN.A et collab. \[2018\]](#)) écrit avec Arnaud Guillin et Franck Jabot, dont le texte intégral se trouve dans cette thèse au chapitre 4. Nous nous contentons ici de rajouter quelques détails et de reprendre les grands axes de son contenu.

Cette partie est donc dédiée à l'étude du modèle décrit en page 21. Nous n'adopterons pas un point de vue "backward" (comme c'était le cas dans les parties 1.2 et 1.3), mais plutôt un point de vu "forward", c'est à dire que l'on part d'une situation initiale donnée et on regarde l'évolution étape par étape du processus.

Ceci va être possible car le processus est Markovien. On peut donc décrire l'évolution du vecteur d'abondance X_n grâce aux probabilités de transition d'un état vers l'autre.

Lors d'un pas de temps, une espèce i donnée peut soit perdre, soit gagner un individu soit rester au même nombre d'individus. Les probabilités de ces évènements sont données ci-dessous

Proposition 5.

Supposons connus s_n, m_s, p_n pour tout n , alors les probabilités de transition sur un évènement sont :

$$\begin{aligned} P_{x^{i+}} &= \mathbb{P}\left(X_{n+1}^i = x^i + \frac{1}{J} \mid X_n = x\right) \\ &= (1 - x^i) \left(m_n p_n^i + (1 - m_n) \frac{x^i (1 + s_n^i)}{1 + \sum_{k=1}^{S+1} x^k s_n^k} \right), \\ \\ P_{x^{i-}} &= \mathbb{P}(X_{n+1}^i = x^i - \frac{1}{J} \mid X_n = x) \\ &= x^i \left(m_n (1 - p_n^i) + (1 - m_n) \left(1 - \frac{x^i (1 + s_n^i)}{1 + \sum_{k=1}^{S+1} x^k s_n^k} \right) \right), \\ \\ P_{x^{i+} x^{j-}} &= \mathbb{P}(\{X_{n+1}^i = x^i + \frac{1}{J}\} \cap \{X_{n+1}^j = x^j - \frac{1}{J}\} \mid X_n = x) \\ &= x^j \left(m_n (1 - p_n^i) + (1 - m_n) \frac{x^i (1 + s_n^i)}{1 + \sum_{k=1}^{S+1} x^k s_n^k} \right), \quad i \neq j. \end{aligned}$$

De plus

1. $\mathbb{E}[X_{n+1}^i - X_n^i \mid X_n = x] = \Delta(P_{x^{i+}} - P_{x^{i-}})$
2. $\text{Var}[X_{n+1}^i - X_n^i \mid X_n = x] = \Delta^2 \left((P_{x^{i+}} + P_{x^{i-}}) - (P_{x^{i+}} - P_{x^{i-}})^2 \right)$

Démonstration.

Commençons par la première partie de la preuve. Prenons par exemple $P_{x^{i+}}$. Pour que l'espèce i gagne un individu, sachant X_n , il faut que cette espèce ne soit pas choisie pour mourir et ceci se produit avec probabilité $1 - x^i$ car le mort est choisi uniformément.

Ensuite il faut que l'espèce i soit choisie pour remplacer le mort, la probabilité de cet évènement est $\frac{x^i (1 + s_n^i)}{1 + \sum_{k=1}^{S+1} x^k s_n^k}$ si il y a filiation, ou p^i s'il y a immigration.

Ceci permet d'obtenir P_{x^i+} . Notons que le choix du mort et du successeur se produisent simultanément.

Un raisonnement similaire nous permet de calculer les autres quantités.

Pour la seconde partie, il suffit de remarquer que la variation de population sur un pas de temps est de l'ordre de $\frac{1}{J}$, ainsi on perd une telle proportion avec probabilité P_{x^i-} ou on la gagne avec probabilité P_{x^i+} . Ce qui nous donne le résultat pour l'espérance et de fait pour la variance. \square

Remarque 5.

Pour déterminer la probabilité de transition d'un état vers l'autre de l'espèce i , on doit nécessairement connaître l'état de toute la communauté, c'est à dire le vecteur X_n .

Si maintenant on suppose qu'il n'y pas de sélection, c'est à dire que $\forall i, s^i = 0$, seule la quantité X_n^i est nécessaire pour obtenir les probabilités de transitions. C'est à dire $\mathbb{P}(X_{n+1}^i = x^i + \Delta | X_n = x) = \mathbb{P}(X_{n+1}^i = x^i + \Delta | X_n^i = x^i)$. On peut donc étudier la variable X_i sans avoir d'information sur les $X_j, j \neq i$.

Cette remarque fait écho au problème déjà évoqué en 1.3.4, en effet l'hypothèse de neutralité n'étant plus vérifiée, on ne peut déterminer l'évolution d'une espèce sans celle du reste de la communauté.

Par ailleurs, cela complique aussi beaucoup les calculs dès que le nombre d'espèces et d'individus est grand. La matrice de transition dans le cas sans sélection est simplement de taille J^2 alors qu'avec sélection elle est de l'ordre de $\binom{J+S}{S}^2$.

Pour remédier à ce problème nous avons choisi d'approcher la dynamique stochastique de ce modèle par une diffusion continue en temps quand la population devient grande.

De telles méthodes sont couramment utilisées en génétique des populations (se référer à [KIMURA \[1983\]](#), [WAXMAN \[2010\]](#) par exemple).

2.1.1 Approximation diffusion en sélection faible

Avant d'énoncer le théorème d'approximation diffusion, revenons sur la proposition 5. Quand la taille J de la population tend vers l'infini, l'échelle de temps à laquelle on regarde nos processus n'est plus la bonne. La variance et l'espérance tendent vers zéro. Il ne faut donc plus regarder l'évolution étape par étape mais par paquets de plusieurs événements.

Remarque 6. La dernière partie de la propriété montre bien que l'espérance est de l'ordre de $\frac{1}{J}$ alors que la variance est d'ordre $\frac{1}{J^2}$, le choix que l'on va faire pour conserver une partie stochastique dans notre équation limite est de considérer que la variation infinitésimale en temps est de l'ordre de $\frac{1}{J^2}$, c'est à dire que l'on se place à une échelle où une unité de temps correspond à J^2 événements. D'autres choix auraient conduit à des équations déterministes où seuls les paramètres s, m pourraient être aléatoires. Cette étude fera l'objet du chapitre 3.

Si on considère donc qu'un pas de temps correspond à J^2 événements comme le suggère la remarque précédente, pour que l'espérance n'explose pas quand la taille de la population grandit on est obligé de se placer en "sélection et immigration faible". C'est à dire que l'on va supposer que les coefficients de sélection et d'immigration sont inversement proportionnels à la taille de la communauté.

Proposition 6.

Soit $\Delta_t = \frac{1}{J^2}$ et $n = tJ^2$, et $m'(t) = m(t) \times J, s'(t) = s(t) \times J$.

Quand J tend vers l'infini :

$$1. \mathbb{E}[X_{t+\Delta_t}^i - x^i | X_t = x] = \left(m'_t(p_t^i - x^i) + x^i(s'_t{}^i - \sum_{k \in \mathbb{S}} x^k s'_t{}^k) \right) \times \Delta_t + o(\Delta_t)$$

2. $\text{Var}[X_{t+\Delta_t}^i - x^i | X_t = x] = 2x^i(1-x^i)\Delta_t + o(\Delta_t)$
3. $\text{Cov}[X_{t+\Delta_t}^i, X_{t+\Delta_t}^l | X_t = x] = -2x^i x^l \Delta_t + o(\Delta_t) \quad \forall i \neq l.$

On est maintenant en mesure d'énoncer le théorème d'approximation diffusion.

2.1.2 Théorème d'approximation diffusion

Pour que cette limite en grande population ait du sens il faut bien sûr que les processus (m') et (s') convergent eux aussi. Le choix fait ici est que ces deux processus convergent vers un processus de sauts ayant un nombre d'états fini et pour générateurs Q^m et Q^s . Les hypothèses plus détaillées se trouvent en partie 4.1. Ce choix n'est pas exhaustif : on aurait pu supposer que ces deux processus convergent vers une diffusion par exemple. La preuve de ce théorème sera faite dans les deux cas en partie 4.1 (article 2).

Théorème 4. *Quand J tend vers l'infini, la suite de processus $(X_t^J)_{t>0}$ converge en loi pour la topologie de Skorokhod vers le processus X_t dont les coordonnées sont solutions de l'équation différentielle stochastique suivante*

$$\begin{pmatrix} dX_t^1 \\ \vdots \\ dX_t^S \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m_t \times (p_t^1 - X_t^1) + X_t^1 \left(s_t^1 - \sum_{k \in \mathbb{S}} X_t^k s_t^k \right) \\ \vdots \\ m_t \times (p_t^S - X_t^S) + X_t^S \left(s_t^S - \sum_{k \in \mathbb{S}} X_t^k s_t^k \right) \end{pmatrix} dt + \sigma(X_t) dB_t \quad (2.1)$$

où σ vérifie $\sigma \cdot \sigma^* = a$ avec $a_{i,j} = -2x^i x^j$ if $i \neq j$ et $a_{i,i} = 2x^i(1-x^i)$. $s_t = \lim_{J \rightarrow \infty} s_t^J$ et $m_t = \lim_{J \rightarrow \infty} m_t^J$ sont deux processus Markoviens de saut de générateurs Q^s et Q^m et de conditions initiales $s_0 = \lim_{J \rightarrow \infty} s_0^J$ et $m_0 = \lim_{J \rightarrow \infty} m_0^J$.

Remarque 7. En dimension un, c'est à dire avec deux espèces, on retrouve la célèbre équation de Wright-Fisher avec sélection et immigration :

$$dX_t = m_t(p - X_t) + s_t X_t(1 - X_t)dt + \sqrt{2X_t(1 - X_t)}dB_t \quad (2.2)$$

Cette équation très utilisée en génétique des populations et la littérature est vaste à ce sujet. Pour plus de références à ce sujet, on pourra consulter les ouvrages de HUILLET [2007], DAWSON.DA [2009] et EPSTEIN et MAZZEO [2010].

Remarque 8. En grande population, l'indice de Simpson au temps t vaut $\mathcal{S}_t = \sum_{i=1}^S (X_t^i)^2$. Il est solution d'une équation différentielle non autonome. (cf proposition 7)

Proposition 7.

Posons

$$D_t = \sum_{i=1}^S (X_t^i(1 - X_t^i) - \sum_{j < i} X_t^i X_t^j(1 - X_t^i)(1 - X_t^j))$$

et notons

$$p_{S+1} = 1 - \sum_{i=1}^S p_i, \quad \text{et} \quad X^{S+1} = 1 - \sum_{i=1}^S X^i$$

Alors l'indice de Simpson est solution de l'équation suivante :

$$d\mathcal{S}_t = 2(1 - \mathcal{S}_t) - 2 \sum_{i=1}^S s_t^i X_t^i (\mathcal{S}_t - X_t^i) + 2m_t \left(\sum_{i=1}^{S+1} p^i X_t^i - \mathcal{S}_t \right) dt + dM_t$$

où M_t est une martingale que l'on n'explicitera pas.

Le drift est composé de trois termes, le premier est le drift que l'on retrouve dans le cas neutre sans sélection ni immigration. On notera que dans ce cas l'équation est autonome et que l'on peut facilement obtenir l'expression de l'indice de Simpson moyen au cours du temps.

Démonstration.

La preuve est un calcul qui utilise la formule d'Ito vectorielle. Notons b_t le drift et σ_t la matrice de diffusion de l'EDS (2.1).

$$d\mathcal{S}_t = \left[\frac{1}{2} \sum_{i,j} \frac{\partial^2 \mathcal{S}_t}{\partial x_i \partial x_j} (X_t^1, \dots, X_t^S) \times \sum_{l=1}^S \sigma_t(i, l) \sigma_t(j, l) + \sum_{i=1}^S \frac{\partial \mathcal{S}_t}{\partial x_i} (X_t^1, \dots, X_t^S) b_t(i) \right] dt + d\text{Mart}_t$$

$$\text{Avec } \frac{\partial \mathcal{S}_t}{\partial x_i} = -2 + 2 \sum_{j=1}^S X_t^j + 2X_t^i, \quad \frac{\partial^2 \mathcal{S}_t}{\partial x_i \partial x_j} = 2 \text{ pour } i \text{ différent de } j \text{ et } \frac{\partial^2 \mathcal{S}_t}{\partial x_i^2} = 4.$$

Alors si on calcule les termes de cette somme, on a tout d'abord :

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^S \frac{\partial \mathcal{S}_t}{\partial x_i} (X_t^1, \dots, X_t^S) b_t(i) &= -2s_t \left(\sum_{i=1}^S (-1 + X_t^i + \sum_{i=1}^S X_t^i) X_t^i X_t^1 - (X_t^1 - 1 + \sum_{j=1}^S X_t^j) X_t^1 \right) \\ &\quad + 2 \sum_{i=1}^S (-1 + X_t^i + \sum_{j=1}^S X_t^j) (m_t(p_i - X_t^i)) \\ &= -2s_t X_t^1 \left(- \sum_{i=1}^S X_t^i + \sum_{i=1}^S + \sum_{j=1}^S X_t^i X_t^j \sum_{i=1}^S (X_t^i)^2 - X_t^1 + 1 - \sum_{j=1}^S X_t^j \right) \\ &\quad + 2m_t \left(p_{S+1} - 1 + \sum_{i=1}^S p_i X_t^i - p_{S+1} \sum_{i=1}^S X_t^i + 2 \sum_{i=1}^S X_t^i - \sum_{i=1}^S (X_t^i)^2 - \sum_{i,j} X_t^i X_t^j \right) \\ &= -2s_t X_t^1 \left(1 - 2 \sum_{i=1}^S X_t^i + \sum_{i,j=1}^S X_t^i X_t^j + \sum_{i=1}^S (X_t^i)^2 - X_t^1 \right) \\ &\quad + 2m_t \left(\sum_{i=1}^{S+1} p_i X_t^i - (1 + 2 \sum_{i=1}^S X_t^i - \sum_{i=1}^S (X_t^i)^2 - \sum_{i,j} X_t^i X_t^j) \right) \\ &= -2s_t X_t^1 (\mathcal{S}_t - X_t^1) + 2m \left(\sum_{i=1}^{S+1} p_i X_t^i - \mathcal{S}_t \right) \end{aligned}$$

Ensuite comme $\sigma_t \sigma_t^T = a_t$, on a bien $\sum_{l=1}^j \sigma_t(i, l) \sigma_t(j, l) = a_t(i, j)$ et enfin

$$\frac{1}{2} \sum_{i,j} \frac{\partial^2 \mathcal{S}_t}{\partial x_i \partial x_j} (X_t^1, \dots, X_t^S) \times \sum_{l=1}^K \sigma_t(i, l) \sigma_t(j, l) = 2 \times \sum_{i,j} a_t(i, j) = D(t)$$

En additionnant ces deux quantités et en prenant l'espérance on trouve bien le résultat annoncé. \square

2.1.3 Preuve du théorème

Nous donnerons dans cette thèse deux preuves de ce résultat. La première se trouve en 4.1 (annexes) et prouve la convergence en loi du système discret vers la diffusion. La seconde est quantitative et donne un ordre de grandeur de cette erreur en fonction de J . Cette seconde méthode a fait l'objet d'un article disponible en section 4.2 coécrit avec Gorgui Gackou et Arnaud Guillin. Les deux sont écrites dans le cas simplifié de deux espèces mais la méthode présentée se généralise à un nombre plus grand d'espèces.

Première preuve : un problème de martingale

Le but de cette preuve est de se ramener à un problème de martingale, ces méthodes ont été développées par **STROOCK et VARADHAN [1997]**. Nous reprendrons en partie leurs travaux.

Soit $U_t = (X_t, s_t)$ tel que X_t soit solution de l'EDS (2.1). Et s_t le processus Markovien de saut vérifiant $\mathbb{P}(s_{t+h} = s' | s_t = s) = hQ_{s,s'} + o(h)$.

On cherche à montrer la convergence en loi du processus U_t^J vers U_t . C'est à dire pour une classe de fonctions assez régulières (\mathcal{C}^∞), $\mathbb{E}[f(U_t^J) - f(U_t)] \rightarrow 0$.

Pour cela, on considère le générateur de U_t noté $L_x + L_s$. Alors $f(U_t) = L_x f + L_s f + d\mathcal{M}$ où \mathcal{M} est une martingale donc U_t est solution du problème de martingale associé à $L_x + L_s$. Et d'autre part on définit $A_J f(U) = \int_E f(y) - f(U) d\pi_J(U, dy)$ où pour $k \in \mathbb{N}$, $t \in [\frac{k}{J^2}, \frac{k+1}{J^2}[$, $\pi_J(U_t, \Gamma) = \pi_J(U_{\frac{k}{J^2}}, \Gamma) = \mathbb{P}(U_{\frac{k+1}{J^2}}^J \in \Gamma | U_{\frac{k}{J^2}}^J)$.

Ensuite dans un premier lemme on démontre que $J^2 A^J f$ converge uniformément vers $L_x f + L_s f$. Et que donc la limite de U_t^J est solution du problème de martingale associé à $L_x + L_s$. Enfin, on conclut par le fait qu'il existe une unique solution à ce problème de martingale. Puisque U_t vérifie ce problème, la convergence est assurée.

Seconde preuve : une méthode quantitative

Cette seconde preuve est inspirée de l'article **ETHIER et NORMAN [1977]** et à été étendue au cas avec sélection dans l'article disponible en partie 4.2 et disponible sur Hal **GACKOU et collab. [2019]**. Nous traitons ici seulement le cas avec sélection constante (le cas de la sélection aléatoire est disponible en section 4.2).

Pour énoncer le théorème donnant l'ordre d'erreur entre le processus discret et l'approximation diffusion, nous devons d'abord nous placer à la même échelle de temps.

Rappelons qu'en sélection faible, une unité de temps t correspond à J^2 évènements, on pose alors $n = \lfloor J^2 t \rfloor$. Notons \mathcal{C}^j l'espace des fonctions j fois dérivables dont la j ème dérivée est continue.

Considérons Y_t^J le processus défini sur $[0, J^2 T]$ de générateur

$$L = \frac{1}{J^2} x(1-x) \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{1}{J} [sx(1-x) + m(p-x)] \frac{\partial}{\partial x}$$

On va montrer la convergence dans l'échelle de temps associée au processus discret, c'est à dire la convergence de Y_t vers X_n . Il faut donc discrétiser le processus Y_t^J en prenant sa valeur aux entiers, $Y_{\lfloor t \rfloor}^J$. On compare alors ces deux processus discrets sur un intervalle de temps fini $[0, J^2 T]$ avec la norme $\|\cdot\|_J$ qui est définie comme le $\|f\|_J = \sup_{x \in I_J} |f(x)|$ où $I_J = \{\frac{i}{J} : i = 0, 1, 2, \dots, J\}$.

Théorème 5.

Soit $x \in I_J$, $f \in \mathcal{C}^4(I)$. Plaçons nous en immigration et sélection faibles, i.e $s = \frac{s'}{J}$ et $m = \frac{m'}{J}$ pour $s' \in \mathbb{R}$, $m' \in \mathbb{R}_+$. Soit $f \in \mathcal{C}^4(I)$, alors il existe des fonctions positives a , b et K (qui dépendent de m' et s' mais ni de t ni de f) telles que $q(t) = a(e^{bt} - 1)$:

$$\left\| \mathbb{E}_x \left[f(X_{\lfloor t \rfloor}^J) - f(Y_{\lfloor t \rfloor}^J) \right] \right\|_J \leq q(t) \left(\frac{(\|f^{(1)}\|_J + \|f^{(2)}\|_J)}{J} + K \frac{\sum_{i=1}^4 \|f^{(i)}\|_J}{J^2} \right).$$

Démonstration.

Notons dans un premier temps $(S_n f)(x) = \mathbb{E}_x[f(X_n^J)] \forall n \in \mathbb{N}$ et $(T_t f)(x) = \mathbb{E}_x[f(Y_t^J)] \quad \forall t \geq 0$.

Tout d'abord nous commençons par nous ramener, en utilisant des sommes télescopiques au résultat suivant :

$$\|S_n f - T_n f\|_J \leq \sum_{k=0}^{n-1} \|(S_1 - T_1)T_k f\|_J \quad (2.3)$$

Ce résultat nous permet maintenant d'étudier simplement la différence des deux processus sur un pas de temps.

Or, sur un pas de temps, S_1 varie au plus de l'ordre de $\frac{1}{j}$ et un développement limité en population donne l'existence de $\zeta \in [0, 1]$ tel que :

$$\begin{aligned} f(X_1^J) &= f(x) + f^{(1)}(x)(X_1^J - x) + \frac{f^{(2)}(x)}{2}(X_1^J - x)^2 + \frac{1}{3!}(X_1^J - x)^3 f^{(3)}(x) \\ &\quad + \frac{1}{4!}(X_1^J - x)^4 f^{(4)}(\zeta) \end{aligned} \quad (2.4)$$

Et en prenant l'espérance :

$$\begin{aligned} (S_1 f)(x) &= \mathbb{E}_x[f(X_1^J)] \\ &= f(x) + f^{(1)}(x)\mathbb{E}_x[X_1^J - x] + \frac{1}{2!}\mathbb{E}_x[(X_1^J - x)^2]f^{(2)}(x) \\ &\quad + \frac{1}{3!}\mathbb{E}_x[(X_1^J - x)^3]f^{(3)}(x) + \frac{1}{4!}\mathbb{E}_x[(X_1^J - x)^4]f^{(4)}(\zeta) \end{aligned} \quad (2.5)$$

Ensuite un développement limité en temps donne :

$$\begin{aligned} (T_1 f)(x) &= (T_0 f)(x) + (T_0 f)^{(1)}(x)(1-0) + w_2 \frac{1}{2!}(T_0 f)^{(2)}(x) \\ &= f(x) + (L^1 f)(x) + \frac{w_2}{2}(L^2 f)(x) \end{aligned} \quad (2.6)$$

Il reste maintenant à faire la différence pour obtenir un développement limité de $\|(S_1 - T_1)f\|_J$. Ceci est détaillé en section 4.2, lemme 1.

On montre que pour f assez régulière, il existe γ_1^J, γ_2^J d'ordre $\frac{1}{j^3}$ et K_1 une constante vérifiant :

$$\|(S_1 - T_1)f\|_J \leq \|\gamma_1^J\|_\infty \|f^{(1)}\|_J + \|\gamma_2^J\|_\infty \|f^{(2)}\|_J + \frac{K_1}{j^4}$$

On aimerait alors appliquer ce résultat à $T_k f$, pour cela deux propriétés restent à vérifier.

1. La première est de s'assurer que $T_k f$ est assez régulière à condition que f le soit, c'est à dire que $T_k : \mathcal{C}^j \rightarrow \mathcal{C}^j$, pour $j = 1, \dots, 4$. Pour que le développement précédent soit applicable à $T_k(f)$.

On se référera à **ETHIER [1976]** (théorème 1) pour la justification de ce résultat.

2. La seconde est de vérifier que l'on peut contrôler les $\|(T_t f)^{(j)}\|$, $j \in \{1, 2, \dots\}$:

$$\|(T_t f)^{(j)}\| \leq \exp(c_j \frac{t}{j^2}) \sum_{k=1}^j a_{k,j} \|f^{(k)}\|$$

avec c_j une constante indépendante de J .

La démonstration de ce résultat se fait par récurrence.

L'initialisation est immédiate.

Pour contrôler $(T_t f)^{(j)}$:

il faut dans un premier temps utiliser l'équation de Chapman Kolmogorov pour obtenir l'équation différentielle suivante :

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \phi^{(j)} &= L_j \phi^{(j)} - v_j \phi^{(j)} + \psi_j \phi^{(j-1)} \\ \phi^{(j)}(0, \cdot) &= f^{(j)} \end{aligned}$$

où

$$\begin{aligned} L_j \phi^{(j)}(x) &= L\phi^{(j)} + j \frac{1-2x}{J^2} \phi^{(j+1)} \\ v_j(x) &= \left(\frac{j(j-1)}{J^2} - j \frac{s(1-2x) - m}{J} \right) \\ \Psi_j &= \frac{-sj(j-1)}{J}. \end{aligned}$$

et $\phi(t, x) = (T_t f)(x)$. Si maintenant ψ_j est nul, ce qui est le cas si $s = 0$, la dérivée d'ordre $j - 1$ n'intervient plus.

Alors on peut trouver une certaine fonction $\Psi^{(j)}$ telle que $\frac{\partial}{\partial t} \Psi^{(j)} = L_j \Psi^{(j)}$, $\Psi^{(j)}(0, \cdot) = f^{(j)}$ et, par le principe du maximum, obtenir le résultat : $\|\Psi^{(j)}\| \leq \|f^{(j)}\|$.

Cependant la présence de ψ_j complique un peu les choses, on va devoir utiliser la formule de Feynman-Kac pour exprimer $\phi^{(j)}$ comme l'espérance d'un processus dépendant lui aussi de $\phi^{(j-1)}$. Heureusement l'hypothèse de récurrence va nous permettre de contrôler $\phi^{(j-1)}$ et donc de contrôler $\phi^{(j)}$. Se référer à **ETHIER et NORMAN [1977]**

Une fois ces deux propriétés démontrées, on peut exhiber une fonction \tilde{R}_j indépendante de J vérifiant :

$$\begin{aligned} \|S_n f - T_n f\|_J &\leq \sum_{k=0}^{n-1} (\|S_1 - T_1\| T_k f)_J \\ &\leq \sum_{k=0}^{n-1} \left(\|\Upsilon_1\|_\infty \| (T_k f)^{(1)} \|_J + \|\Upsilon_2\|_\infty \| (T_k f)^{(2)} \|_J + O\left(\frac{1}{J^4}\right) \right) \\ &\leq \sum_{j=1}^2 \|\Upsilon_j\|_\infty \sum_{k=1}^j a_{k,j} \|f^{(j)}\|_J \sum_{k=0}^{n-1} \exp(c_j \frac{k}{J^2}) + O\left(\frac{1}{J^2}\right) \\ &\leq \sum_{j=1}^2 \|\Upsilon_j\|_\infty \tilde{R}_j J^2 \|f^{(j)}\|_J + O\left(\frac{1}{J^2}\right) \xrightarrow{J \rightarrow +\infty} 0 \end{aligned}$$

car pour J assez grand

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^j a_{i,j} \sum_{k=0}^{n-1} \exp\left(c_j \frac{k}{J^2}\right) &= \sum_{i=1}^j a_{i,j} \frac{1 - \exp(c_j \frac{n}{J^2})}{1 - \exp(\frac{c_j}{J^2})} \\ &\leq J^2 \frac{\exp(c_j \frac{n}{J^2}) - 1}{c_j} + O\left(\frac{1}{J^2}\right) \end{aligned}$$

et $R_j(t) = \sup_{J \in \mathbb{N}} \frac{\exp(c_j \frac{n}{J^2}) - 1}{c_j}$ est fini car n est de l'ordre de J^2 . Donc il existe $a, b \in \mathbb{R}$ tels que $a(1 - e^{bt}) \geq \sup_{J \in \mathbb{N}} \max_{j \in \{1,2\}} (|\Upsilon_j^{J,c}| R_j(t) J^3)$ et $a(1 - e^{bt}) \geq \max_{j \in \{1,\dots,4\}} R_j(t)$. Alors si $q(t) = a(1 - e^{bt})$, on obtient le résultat annoncé :

$$\|S_n f - T_n f\|_J \leq \frac{q(t)}{J} (\|f^{(1)}\|_J + \|f^{(2)}\|_J) + O\left(\frac{1}{J^2}\right)$$

□

Remarque 9. La constante obtenue q est ici exponentielle en temps, car la quantité $c \frac{n}{J^2}$ est de l'ordre de t dans l'équation (??). On peut en fait trouver une certaine condition sur les paramètres en l'occurrence $m > |s|$ telle que cette constante devienne linéaire en temps. Nous reviendrons sur cette remarque dans la partie 4.2.

Application 1. Cette preuve permet de quantifier l'erreur entre l'indice de Simpson obtenu à partir du modèle discret et celui calculé à partir de EDS (2.2).

Corollaire 2. Soit $\mathcal{S}_t = X_t^2 + (1 - X_t)^2$ avec X_t solution de l'équation (2.2). Et \mathcal{S}_t^J l'indice de Simpson du modèle discret 6. Alors

$$\left| \mathbb{E}_x \left[\mathcal{S}_t^J - \mathcal{S}_t \right] \right| = 4 \frac{q(t)}{J} + o\left(\frac{1}{J}\right)$$

Puisque l'on sait estimer $\mathbb{E}_x \left[\mathcal{S}_t^J \right]$, en fonction de $\mathbb{E}_x \left[\mathcal{S}_t \right]$ il reste maintenant à calculer précisément cette dernière quantité. Malheureusement il est impossible d'obtenir une formule explicite pour $\mathbb{E}_x \left[\mathcal{S}_t \right]$. Néanmoins la partie suivante va nous fournir une estimation de l'espérance de l'indice de Simpson.

2.2 Approximation des moments

Quel est l'intérêt d'approcher la dynamique discrète par une diffusion sinon de rendre son étude plus facile... Dans cette partie nous allons donner une façon d'approcher les moments de la variable aléatoire X_t solution de l'équation (2.2) pour un environnement s déterminé (non aléatoire).

Le résultat présenté sera énoncé et prouvé pour deux espèces par souci de clarté. Il reste cependant vrai pour un plus grand nombre d'espèces.

2.2.1 La sélection complique le calcul des moments

Notons $(M_t^i)_{i \in \mathbb{N}}$ la suite des moments de la variable X_t i.e $M_t^i = \mathbb{E}_x[(X_t)^i]$. Notre but ici est par exemple de calculer le premier moment de la variable aléatoire X_t noté M_t^1 . Supposons tout d'abord qu'il n'y a pas de sélection alors l'EDS devient :

$$dX_t = m(p - X_t)dt + \sqrt{2X_t(1 - X_t)}dB_t \quad X_0 = x \quad (2.7)$$

Et en prenant l'espérance, puisque $\int_0^T \sqrt{2X_t(1 - X_t)}dB_t$ est une martingale, M_t^1 est solution de l'équation suivante :

$$dM_t^1 = (mp - mM_t^1)dt$$

et on en déduit :

$$M_t^1 = (x - p)e^{-mt} + p$$

On peut ensuite par récurrence et grâce à la formule d'Itô obtenir les moments d'ordre supérieurs, M_t^2, M_t^3, \dots sans trop de difficultés.

Remarque 10. On voit sur cet exemple l'intérêt de se ramener à un modèle continu, le calcul stochastique et les outils de la théorie de la mesure nous permettent de calculer relativement simplement les moments de X_t .

Rajoutons maintenant la sélection, X_t est solution de l'équation (2.2) et M_t^1 vérifie :

$$dM_t^1 = (mp - mM_t^1 + sM_t^1 - sM_t^2)dt$$

Autrement dit le calcul du moment d'ordre 1 nécessite la connaissance du moment d'ordre 2 et il nous est impossible de fermer le système comme dans le cas sans sélection.

2.2.2 Approximation des moments

Regardons cependant ce qui se passe pour le moment d'ordre n , M_t^n .
La formule d'Itô donne :

$$d\mathbb{E}\left[(X_t)^i\right] = \mathbb{E}\left[i(X_t)^{i-1}m(p-X_t)\right]dt + i\mathbb{E}\left[(X_t)^{i-1}(1-X_t) \times (sX_t + i - 1)\right]dt$$

Et si maintenant on regarde le dernier terme dans l'équation précédente on s'aperçoit que le terme en sX_t est négligeable devant i dès que i est assez grand. De plus $(X_t)^{i-1}(1-X_t)$ est de l'ordre de $\frac{1}{i}$, ce terme devient aussi négligeable dans l'équation pour i assez grand.

Ainsi si on calcule un assez grand nombre de moments on pourra boucler le système et donc obtenir les moments comme solution d'un système différentiel ordinaire.

Le théorème suivant formalise cette intuition :

Théorème 6.

Soit \tilde{A}_t^n la matrice tri-diagonale dont les coefficients sont $\tilde{a}_{i+1,i} = (i + p_t m_t)(i + 1)$, $\tilde{a}_{i,i} = i(s_t - i + 1 - m_t)$, $\tilde{a}_{i,i+1} = -i s_t$ for i in $\{1, \dots, n-1\}$ and $\tilde{a}_{n,n} = -n(n-1 + m_t)$

Soit encore le système différentiel suivant

$$d\tilde{M}_t = \tilde{A}_t^n \times \tilde{M}_t dt + \mathcal{C}_t dt$$

où $\mathcal{C}_t = (m_t p_t, 0, \dots, 0)^t$.

Alors pour j fixé (indépendant de n), la $j^{\text{ème}}$ coordonnée de la solution \tilde{M}_t converge quand n (la taille du système différentiel) tend vers l'infini vers le $j^{\text{ème}}$ moment de X_t . L'erreur définie par $\max_{0 < i < n} \left| \frac{\mathbb{E}[(X_t)^i] - \tilde{M}_t^i(s_t)^{i-1}}{(i-1)!} \right|$ est au plus de l'ordre de

$$\frac{\sqrt{n} \|s\|_{\infty}^{n-1}}{(n-1)!}.$$

Remarque 11.

Pour obtenir une précision plus importante on est en fait obligé de résoudre un système linéaire de plus en plus grand. Néanmoins la convergence étant plus qu'exponentielle, en pratique on pourra se contenter de système de petite taille (20 environ).

2.2.3 Preuve du théorème

Nous donnerons ici les principales idées de la preuve, le détail se trouvant en section 4.1.

Pour démontrer ce résultat, il faut contrôler l'erreur entre M_t^i et \tilde{M}_t^i pour $i < n$ où n est la taille du système. Définissons donc l'erreur Δ_t^n , par

$$\Delta_t^n(i) = (s_t)^{i-1} \times \frac{M_t^i - \tilde{M}_t^i}{(i-1)!},$$

Remarque 12.

Le fait de multiplier pour i fixé la différence $M_t^i - \tilde{M}_t^i$ par un coefficient indépendant de n modifie la vitesse de convergence de la $i^{\text{ème}}$ coordonnée de l'erreur mais pas le fait que cette quantité tende vers 0. En revanche elle force les coordonnées dépendantes de n à tendre vers 0. Ainsi il nous suffit maintenant de montrer que $\|\Delta_t^n\|$ tend vers 0, ce qui n'est pas forcément le cas de $M_t^i - \tilde{M}_t^i$ si i dépend de n .

L'erreur comme solution d'un système différentiel

Nous allons maintenant exprimer Δ_t^n comme la solution d'un système différentiel. Le résultat suivant se démontre à partir de la formule d'Itô appliquée à $(X_t)^i$.

Proposition 8. Δ_t^n est solution du système différentiel suivant

$$\begin{cases} d\Delta_t^n = A_t^n \times \Delta_t^n dt + \tilde{\mu}_t^n dt \\ \Delta_0^n = 0 \end{cases} \quad (2.8)$$

où

$$A_t^n = \begin{pmatrix} a_t^1 & b_t^1 & & & \\ c_t^1 & a_t^2 & b_t^2 & & \\ & \ddots & \ddots & \ddots & \\ & & c_t^{n-2} & a_t^{n-1} & b_t^{n-1} \\ (0) & & & c_t^{n-1} & a_t^n \end{pmatrix} \quad (0)$$

avec

$$\begin{aligned} a_t^i &= i(s_t - (i-1) - m_t), \quad i < n \\ a_t^n &= -n((n-1) + m_t) \\ b_t^i &= -i^2 \quad i < n \\ c_t^i &= s_t i \left(1 - \frac{m_t p_t}{i-1}\right) \quad i < n \\ \tilde{\mu}_t^n &= (0, \dots, 0, \mu_t^n)^T \quad \text{et} \quad \mu_t^n = \frac{(s_t)^{n-1}}{(n-1)!} \times n s_t E[X_t^n (1 - X_t)]. \end{aligned}$$

On peut alors exprimer l'erreur en fonction de la matrice A_t^n et $\tilde{\mu}_t^n$ en résolvant l'équation (2.8).

Corollaire 3. La solution de (2.8) peut s'écrire

$$\Delta_t^n = \int_0^t \exp\left(\int_q^t A_u^n\right) \tilde{\mu}_q^n dq$$

Contrôle de la quantité $\|\Delta_t^n(t)\|_2$

Il faut maintenant choisir une norme pour démontrer la convergence, en fait quand n augmente, la dimension du système augmente et donc les normes ne sont a priori pas équivalentes. Nous choisissons arbitrairement la norme 2, un résultat similaire peut être démontré à partir d'autres normes.

Pour contrôler $\|\Delta_t^n(t)\|_2$, il va falloir avoir des informations sur A_t^n et μ_t^n .

Cependant, on peut démontrer que

1. μ_t^n est au plus de l'ordre de $\frac{s_t^{n-1}}{(n-1)!}$
2. Grâce aux disques de Gershgorin, on peut démontrer que les valeurs propres de $\int_x^t (A_u^n)^T + A_u^n du$ sont uniformément majorées en n .

(Ces deux résultats sont démontrés en 4.1)

Montrons donc, que sur un intervalle de temps fixé, $\|\Delta_t^n\|_2$ tend vers 0 quand n tend vers l'infini. Le fait que les valeurs propres soient uniformément bornées nous incite à utiliser la norme de Frobenius définie par, $\|A\|_F = \text{tr}(A^T A)$.

Nous avons donc, en utilisant l'inégalité de Cauchy-Schwarz :

$$\begin{aligned}
 \|\Delta_t^n(t)\|_2^2 &= \left\| \int_0^t \exp\left(\int_q^t A_u^n du\right) \tilde{\mu}_q^n dq \right\|_2^2 \\
 &\leq t \times \sum_{k=1}^n \int_0^t \left(\exp\left(\int_q^t A_u^n du\right) \tilde{\mu}_q^n \right)_k^2 dq \\
 &\leq t \int_0^t \left\| \exp\left(\int_q^t A_u^n du\right) \tilde{\mu}_q^n \right\|_2^2 dq \\
 &\leq t \int_0^t \left\| \exp\left(\int_q^t A_u^n du\right) \right\|_F^2 \|\tilde{\mu}_q^n\|_2^2 dq \\
 &\leq t^2 \times \sup_{x \in [0, t]} \left\| \exp\left(\int_x^t A_u^n du\right) \right\|_F^2 \times \sup_{x \in [0, t]} |\mu_x^n|^2
 \end{aligned}$$

Puis

$$\begin{aligned}
 \left\| \exp\left(\int_x^t A_u^n du\right) \right\|_F^2 &= \text{Tr} \left(\exp\left(\int_x^t A_u^n du\right)^T \times \exp\left(\int_x^t A_u^n du\right) \right) \\
 &= \text{Tr} \left(\exp\left(\int_x^t A_u^n + (A_u^n)^T du\right) \right) \\
 &= \sum_{\lambda_i^x} \exp(\lambda_i^x) \\
 &\leq n \times \max_{i \in \{1 \dots n\}} (\exp(\lambda_i^x))
 \end{aligned}$$

où les λ_i^x sont les valeurs propres de $\int_x^t A_u^n + (A_u^n)^T du$.

Et maintenant, le point 2 nous permet de montrer que $\max_{i \in \{1 \dots n\}} \exp(\lambda_i^x)$ ne dépend pas de n . On peut donc trouver une constante c_2 vérifiant

$$\sup_{x \in [0, t]} \left\| \exp\left(\int_x^t A_u^n du\right) \right\|_F \leq \sqrt{n} \times c_2$$

et donc une constante C telle que

$$\|\Delta_t^n(t)\|_2 \leq \sqrt{n} c_2 \times \frac{c_1 \|s\|_\infty^{n-1}}{(n-1)!} \leq \frac{C \sqrt{n} \|s\|_\infty^{n-1}}{(n-1)!}.$$

Remarque 13. 1. La constante C ainsi déterminée dépend bien sûr du temps, la méconnaissance des valeurs propres de la matrice A_t^n ne nous permet pas d'en dire plus sur son comportement en fonction du temps. Néanmoins, la vitesse de convergence plus qu'exponentielle en n , nous permet d'utiliser ce résultat pour des temps assez longs.

2. Ce résultat et la méthode utilisée en preuve se généralisent à un plus grand nombre d'espèces. Plus d'informations sont disponibles en section 4.1.

2.2.4 Quelques applications

Moments du processus de Moran avec sélection

Ce dernier théorème donne une estimation de l'erreur commise lors de l'approximation des moments de l'EDS (2.2). De plus, le théorème 4 quantifie l'erreur lors de l'approximation diffusion. On peut donc obtenir en corollaire de ces deux théorèmes, une estimation de l'erreur entre un moment de l'indice de Simpson calculé à partir de l'EDS et celui du modèle initial.

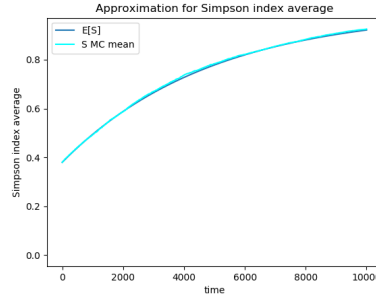


FIGURE 2.1 – Approximation de l'espérance de l'indice de Simpson

Corollaire 4.

Soit n la taille du système linéaire choisi pour approcher les moments de l'eds de Wright-Fisher par la méthode du théorème 6. Soit encore J la taille de la communauté du modèle de Moran et q la fonction définie en 5.

Soit \mathcal{S}_t^n l'espérance de l'indice de Simpson obtenu à partir de (2.2) en prenant x pour condition initiale, alors

$$|\mathbb{E}_x[\tilde{\mathcal{S}}_t^n] - \mathcal{S}_t^n| \leq |\mathbb{E}_x[\tilde{\mathcal{S}}_t^J - \mathcal{S}_t]| + |\mathbb{E}_x[\mathcal{S}_t] - \mathcal{S}_t^n| \leq \frac{\sqrt{n}\|s_t\|_\infty^{n-1}}{(n-1)!} + \frac{4q(t)}{J} + o\left(\frac{1}{J}\right)$$

Remarque 14. L'erreur est donc composée de deux termes, l'un issu de l'approximation du modèle discret par une diffusion, qui est d'autant plus petit que la population est grande et l'autre du à l'approximation des moments qui dépend de la taille du système approchant. La figure 2.1 donne un exemple de comparaison entre l'indice de Simpson calculé à partir du modèle discret et l'indice de Simpson obtenu avec l'approximation des moments.

Ce théorème donne une bonne approximation des moments de l'indice de Simpson pour un environnement déterminé. Si maintenant on souhaite obtenir le comportement moyen de l'indice de Simpson avec un environnement aléatoire, on peut utiliser une méthode Monte-Carlo sur l'environnement. On simule plusieurs trajectoires de s_t , on approche les moments de X_t par la méthode présentées ci-dessus pour chacune des trajectoires, puis grâce à un estimateur de la moyenne on trouve le résultat souhaité. Cependant, il serait plus intéressant de pouvoir obtenir directement les moments de X_t , sans passer par du Monte-Carlo. L'application suivante donne une façon de procéder dans le cas où la sélection est une fonction d'une diffusion de Wright-Fisher.

Comparaison entre un modèle neutre et un modèle "neutre en moyenne".

On suppose, dans cette partie que l'environnement se comporte comme une fonction affine d'un processus de Wright-Fisher. Soit donc v_t un processus solution d'une diffusion de Wright-Fisher sans sélection, de paramètres m^s et p^s . Soient encore deux constantes c , b telles que $s_t = cv_t + b$. Alors le processus (X_t, v_t) est solution de

$$\begin{pmatrix} dX_t \\ dv_t \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m_t(p_t - X_t) + s_t X_t(1 - X_t) \\ m_t^s(p_t^s - v_t) \end{pmatrix} dt + \begin{pmatrix} \sqrt{2X_t(1 - X_t)} \\ \sqrt{2v_t(1 - v_t)} \end{pmatrix} dB_t \quad (2.9)$$

Dans cette équation le processus v_t peut être assimilé à une nouvelle espèce. Comme on sait approcher les moments pour deux espèces, on sera en mesure d'obtenir une approximation des moments de X_t .

Remarquons que si $v_0 = \frac{1}{2}$ et $p_t^s = \frac{1}{2}$, alors $E[v_t] = \frac{1}{2} \forall t$. De plus on peut choisir c et b de sorte que, $E[s_t] = 0, \forall t$. Dans un tel cas le modèle précédent est neutre "en moyenne".

On peut alors comparer la dynamique d'un modèle neutre à celle du processus précédent, "neutre en moyenne". Les deux figures suivantes présentent l'évolution de l'espérance de l'indice de Simpson pour deux valeurs différentes des paramètres.

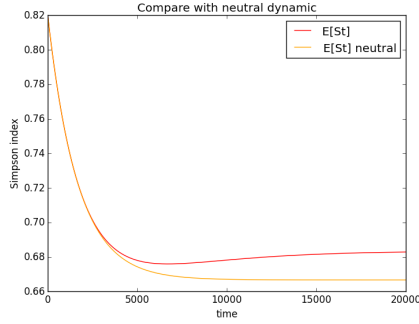


FIGURE 2.2 – Comparaison avec le cas neutre. Les valeurs approchées de $E[\mathcal{S}_t]$ sont obtenues avec la méthode précédente à partir de l’approximation en grande population $X_0 = 0.1$, $m^s = 0.5$, $m = 2$, $p = 0.5$, $c = 5$, la taille du système approchant est 144.

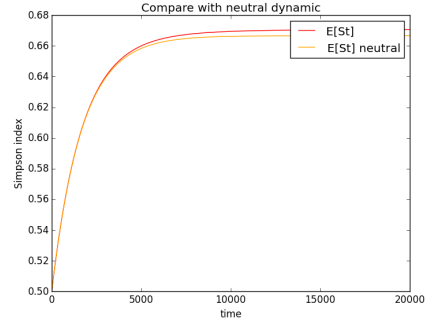


FIGURE 2.3 – Comparaison avec le cas neutre. Les valeurs approchées de $E[\mathcal{S}_t]$ sont obtenues avec la méthode précédente à partir de l’approximation en grande population $X_0 = 0.5$, $m^s = 1$, $m = 2$, $p = 0.5$, $c = 3$, la taille du système approchant est 144.

Loi du temps d’atteinte de 1 ou 0 .

Dans le cas sans immigration, un individu envahit la communauté presque sûrement en un temps fini (se référer à la section 2.3.1). L’approximation des moments permet d’obtenir une approximation de la fonction de répartition de T_1 , le premier temps d’atteinte de 1 par le processus. En effet on peut connaître X_t^n pour n assez grand et donc puisque $\lim_{n \rightarrow \infty} E[(X_t^n)^n] = 1 \times \mathbb{P}(T_1 < t)$ obtenir $\mathbb{P}(T_1 < t)$. Le même raisonnement avec $1 - X_t$ donne $\mathbb{P}(T_0 < t)$.

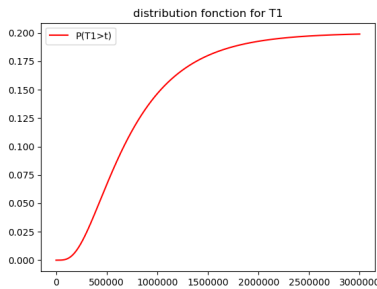


FIGURE 2.4 – Distribution fonction de T_1 for $m = 0$, $p = 0.5$, $X_0 = 0.2$, $s = 2$. The size of the approaching linear system is 100

L’approximation des moments établie précédemment nous permet d’obtenir des informations sur l’évolution du processus sur un temps relativement court. En effet l’erreur obtenue n’est pas indépendante du temps (cf remarque 13), il faudra donc d’autres outils pour comprendre le comportement de la solution de l’équation (2.2).

2.3 Étude en temps long.

Dans cette partie nous nous intéresserons au comportement du processus en temps long. Admet-il une mesure invariante, ou au contraire est-il absorbé par 0 ou 1? Les résultats présentés ici sont pour la plupart bien connus. On pourra reprendre les travaux de **GOEL et RICHTER-DYN [1974]** et **FELLER [1954]** pour plus de détails.

L’immigration a pour but de réintroduire de la diversité dans la communauté, nous allons vérifier que son rôle est indispensable au maintien de la diversité. En effet, on aurait pu penser que

les variations environnementales à elles seules peuvent suffire à éviter qu'une espèce envahisse la communauté.

2.3.1 Un modèle sans immigration.

Considérons donc l'équation :

$$dX_t = sX_t(1 - X_t)dt + \sqrt{2X_t(1 - X_t)}dB_t \quad (2.10)$$

Si la sélection est constante au cours du temps alors l'espèce la plus favorisée devrait envahir la communauté. La propriété suivante, bien connue, confirme cette intuition :

Proposition 9.

Soit $T_{1,0}$ le temps d'atteinte de 1 ou 0 par X_t alors

1. $T_{1,0} < \infty$ presque sûrement, quelque soit la condition initiale X_0 .

2. Si g est solution de

$$x(1 - x)g''(x) + sx(1 - x)g'(x) = -1 \quad \text{et} \quad g(0) = g(1) = 0 \quad (2.11)$$

alors $\mathbb{E}_{X_0}[T_{1,0}] = g(X_0)$.

3. $\mathbb{P}(T_1 > T_0) = \frac{e^{-sX_0} - 1}{e^{-s} - 1}$.

Remarque 15. 1. On ne peut trouver une expression explicite pour g , en revanche il est facile d'approcher $g(X_0)$ numériquement.

2. Dans tous les cas $E[\mathcal{S}_t]$ convergera vers 1 en temps long. L'ajout de sélection, constante dans le temps, modifie les temps d'atteintes .

Qu'en est-il maintenant si s_t est un processus de sauts oscillant entre deux valeurs l'une favorisant la première espèce et l'autre la seconde?

Dans un premier temps nous montrons que l'indice de Simpson est strictement croissant si les valeurs des fitness sont trop faibles. Ainsi, il ne peut y avoir conservation de la biodiversité.

Proposition 10. Soit $\|s_t^i\|_\infty$ la plus grande valeur possible pour s^i . Alors si pour tout i , $\|s_t^i\|_\infty < \frac{1}{2}$, l'indice de Simpson est croissant en absence d'immigration. Dans ce cas, la sélection ne peut être la source d'une augmentation de la biodiversité.

Démonstration. cf : 4.1

□

La propriété suivante nous assure que même si les paramètres de sélection sont assez grands, une espèce envahira la communauté en temps fini presque sûrement.

Proposition 11.

Soient $s_0 > 0$, $T > 0$ et s_t une fonction constante sur les intervalles $[kT, (k + 1)T]$, $k \in \mathbb{N}$ pouvant prendre les valeurs s_0 ou $-s_0$ de façon aléatoire.

Soit le processus défini par

$$dX_t = s_t X_t(1 - X_t)dt + \sqrt{2X_t(1 - X_t)}dB_t \quad (2.12)$$

Soit enfin $T_{1,0} = \inf\{t, X_t = 0 \text{ ou } X_t = 1\}$ alors $\mathbb{P}_x(T_{1,0} < \infty) = 1$.

Démonstration. La démonstration de ce résultat est disponible en partie 4.1.

et repose sur une technique classique :

On montre que partant de n'importe quel point de $[0, 1]$, en un temps T fixé arbitrairement petit le processus peut atteindre les extrémités du segment avec une probabilité non nulle. Donc sur chaque intervalle de temps $[kT, (k + 1)T]$, le processus peut atteindre 0 ou 1 avec une probabilité non nulle et indépendante de k . On conclut en comparant la probabilité que notre processus atteigne 1 ou 0 à une loi géométrique. □

Remarque 16.

1. On a choisi ici d'énoncer cette proposition avec une sélection constante sur des intervalles de la forme $[kT, (k+1)T]$. On aurait pu choisir s_t comme un processus de saut à valeurs dans $\{s_0, -s_0\}$, la structure de la preuve resterait la même et la conclusion de la proposition précédente resterait toujours valable.
2. Notons tout de même que le terme stochastique dans l'équation (2.10) est en partie la cause de ce résultat. En effet, il permet à partir de n'importe quel point de $]0, 1[$ d'atteindre 0 ou 1 en un temps quelconque avec une probabilité non nulle. Ce phénomène est donc à priori propre au fait que l'on soit en sélection faible. Nous verrons dans le chapitre 3.3 que la sélection seule peut maintenir de la diversité.

Ainsi l'absence d'immigration conduit assurément à l'extinction d'une des deux espèces, même si les changements sont très fréquents. Pour obtenir une estimation de la loi du temps d'atteinte, on pourra se référer à la section 2.2.4.

2.4 Le modèle avec immigration et sélection

On suppose maintenant que s, m et p sont constants dans le temps.

Cette section a pour but de déterminer le comportement en temps long de la loi du processus X_t . On va montrer que la loi de X_t converge vers une mesure à densité, notée π , quand t tend vers l'infini. Ensuite, nous verrons que la convergence vers cette mesure est exponentielle en temps dans L^2_π .

2.4.1 Mesure invariante

Nous reprendrons ici les travaux effectués par Feller [FELLER \[1952\]](#), [FELLER \[1954\]](#) ou encore [SENO et SHIGA \[1984\]](#).

Le processus X_t solution de (2.2) est Markovien et évolue dans un intervalle borné par 0 et 1.

Selon les valeurs de m, p et s , le processus aura des comportements différents au voisinage de 1 et 0.

On a déjà vu que si $m = 0$ alors 0 et 1 sont des états absorbants atteints par le processus en un temps fini presque sûrement. (Il en est de même si m est non nul et si p vaut 0 ou 1.)

Maintenant si m et p sont non triviaux, 0 et 1 ne sont plus absorbants.

Autrement dit l'immigration empêche l'invasion définitive de la communauté par une espèce.

Plus encore, pour certaines valeurs de m et p ces deux états ne sont pas accessibles.

Proposition 12.

L'état 1 (respectivement 0) est accessible par le processus X_t ssi $m(1-p) < 1$ (respectivement $mp < 1$) et régulier sinon.

Dans le cas où ni 0 ni 1 n'est accessible, la mesure invariante ne chargera ni 0 ni 1. On montre alors qu'elle a une densité que l'on peut déterminer grâce à l'équation de Kolmogorov rétrograde.

$$\pi(y) = c \times y^{mp-1} \times (1-y)^{m(1-p)-1} \times \exp(sy) \quad (2.13)$$

La constante c est choisie de sorte à ce que $\int_0^1 \pi(y) dy = 1$.

On peut alors numériquement se donner une idée de l'influence des paramètres s et m sur l'espérance et la variance de l'indice de Simpson en temps long.

Cette propriété se généralise à un plus grand nombre d'espèces. Nous donnerons la forme de la mesure invariante dans ce cas :

Une mesure stationnaire pour la diffusion donnée par l'équation (2.1) :

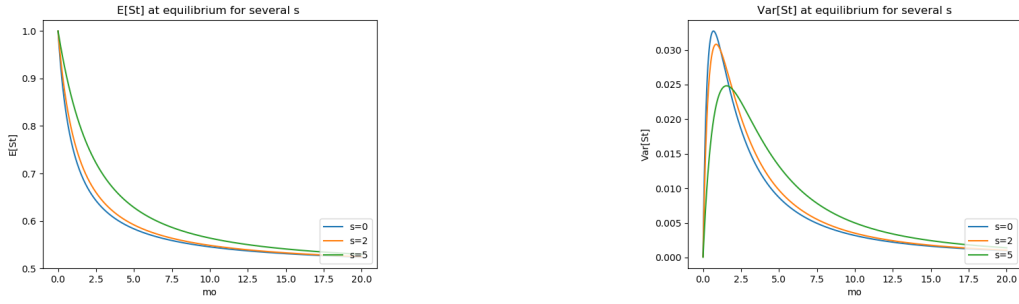


FIGURE 2.5 – Sont représentées ici la variance et l’espérance de l’indice de Simpson à l’équilibre en fonction de m pour plusieurs valeurs de s . $p=0.5$ et la taille du système approchant est 100.

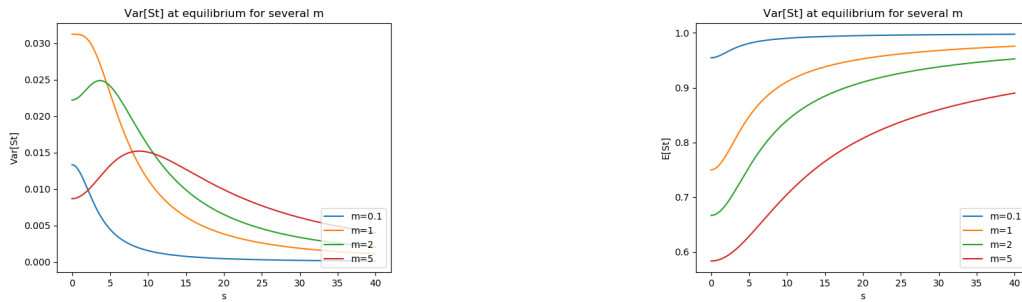


FIGURE 2.6 – Sont représentées ici la variance et l’espérance de l’indice de Simpson à l’équilibre en fonction de s pour plusieurs valeurs de m . $p=0.5$ et la taille du système approchant est 100.

$$\pi_S(dx) = C \times \exp\left(\sum_{i,j=1}^{S+1} s^i x^i x^j\right) \times (x^1)^{mp^{1-1}} \times \dots \times (x^{S+1})^{mp^{S+1-1}} dx_1 \dots dx_S$$

Ou $x^{S+1} = 1 - \sum_{i=1}^S x^i$ et $p^{S+1} = 1 - \sum_{i=1}^S p^i$, $s^{S+1} = 0$. C est une constante qui vérifie $\int \pi_S(dx) = 1$.

(Ce résultat à été élaboré par **ETHIER et KURTZ [1981]**; **GRIFFITHS [1979]**; **WRIGHT [1977-1978]**)

S’il est intéressant de connaître la mesure invariante du processus, il est tout autant de savoir à quelle vitesse la loi du processus converge vers cette mesure invariante.

2.4.2 Vitesse de convergence à l’équilibre

Le but de cette partie est de quantifier la vitesse convergence la loi de X_t vers la mesure π au cours du temps. Pour cela nous allons utiliser une méthode de convergence par inégalité fonctionnelle. D’autres méthodes auraient été envisageables, certaines utilisent notamment des fonctions de Lyapunov, mais ne donnent pas forcément de résultats quantitatifs.

Pour plus de précisions à ce sujet ce référer à **ANÉ et collab. [2000]**.

Rappelons dans un premier temps que le processus X_t à pour générateur \mathcal{L} et pour mesure invariante π , notons $P_t f(x) = \mathbb{E}[f(X_t)|X_0 = x]$ et π_t la loi de X_t .

Proposition 13.

Supposons que nous savons établir une inégalité de Poincaré pour la mesure π associée au générateur \mathcal{L} et que \mathcal{L} est symétrique dans L^2_π i.e,

$$\text{Var}_\pi(f) \leq cp \int_0^1 f'^2(x) \times x(1-x) d\pi(x)$$

Alors π_t converge vers π dans L^2_π de façon exponentielle :

$$\text{Var}_\pi(P_t f) \leq e^{-2\frac{t}{cp}} \text{Var}_\pi(f)$$

où cp est la constante de Poincaré.

Démonstration.

La preuve de ce résultat se trouve dans ANÉ et collab. [2000].

□

Remarque 17. L'inégalité de Poincaré se trouve dans la littérature sous la forme :

$$\text{Var}_\pi(f) \leq cp \int_0^1 -f \mathcal{L}(f) d\pi$$

Dans notre cas $\mathcal{L}(f) = m(p-x)f' + sx(1-x)f' + x(1-x)f''$ et comme $\int \mathcal{L}(f) d\pi = 0$, on en déduit $\int_0^1 -f \mathcal{L}(f) d\pi = \int_0^1 (f')^2(x) \times x(1-x) d\pi(x)$.

Dans la suite on notera $d\nu(x) = x(1-x)d\pi(x)$.

Ainsi si π , associé au semi groupe de générateur \mathcal{L} vérifie une inégalité de Poincaré, on est en mesure de contrôler la vitesse de convergence en loi de π_t vers π .

Proposition 14. Soit $s > 0$, alors l'inégalité précédente de Poincaré est vérifiée, i.e. pour f suffisamment régulière

$$\text{Var}_\pi(f) \leq \min\left(\frac{e^s}{m}, \frac{8e^{(1-M)s}}{m}\right) \int_0^1 f'^2(x) \times x(1-x) d\pi(x)$$

où M est la valeur médiane de π . Et donc π_t converge vers π dans L^2_π à vitesse exponentielle :

$$\text{Var}_\pi(P_t f) \leq e^{-2\max\left(\frac{e^s}{m}, \frac{8e^{(1-M)s}}{m}\right)t} \text{Var}_\pi(f).$$

Démonstration. La preuve est en section 4.1 et se base sur des conditions de Hardy et des arguments de perturbation. □

Remarque 18. S'il est possible d'obtenir une vitesse de convergence dans le cas de la dimension un, les choses se compliquent en dimension plus grande. On pourrait comme le fait SHIMAKURA [1977], obtenir une expression du trou spectral qui est $e^{(S+1)\sum_1^{S+1} s^i} / m$ par un argument de perturbation du type Holley-Stroock. Malheureusement, ce n'est pas possible d'utiliser ici cet argument car en dimension supérieure, on ne dispose pas d'inégalité de Hardy. Il serait par ailleurs possible de dériver l'inégalité de Sobolev logarithmique, et d'obtenir convergence entropique (et en variation totale) mais les constantes ne sont pas explicites dans ce cas.

2.5 Conclusion et perspectives

Ce premier chapitre était consacré à l'étude de la diffusion approchant le modèle de Moran en sélection et immigration faible.

Nous avons estimé l'erreur entre le modèle discret et son approximation diffusion. Puis nous avons donné une méthode pour approcher les moments de la diffusion de Wright-Fisher, ce qui nous permet de comprendre le comportement de la solution de cette EDS sur un intervalle de temps borné.

Au final, ces deux approximations permettent d'approcher les moments du processus discret de Moran en grande population et donc ceux de l'indice de Simpson.

Ensuite nous nous sommes concentrés sur le comportement en temps long du processus dans les cas où les paramètres de sélection et d'immigration sont constants. Nous avons explicité la mesure invariante et donné une vitesse de convergence vers cette mesure.

Malheureusement les méthodes utilisées ne sont valables que pour la dimension une et il est difficile d'obtenir des constantes explicites en dimension plus grandes.

En dimension un, un axe de recherche qui pourrait être exploré est d'étudier le comportement de la diffusion unidimensionnelle de Wright-Fisher dans le cas où les paramètres de sélection et d'immigration sont aléatoires (processus de saut par exemple).

Le comportement en temps long d'un tel objet est, plus délicat à étudier. Il faudrait d'abord s'assurer qu'il y a existence d'une unique mesure invariante. Ceci pourrait éventuellement être fait au moyen de fonctions de Lyapunov en reprenant les travaux de MEYN et TWEEDIE [1993a], MEYN et TWEEDIE [1993b]. Cette théorie établie par Meyn et Tweedie permet d'obtenir la convergence exponentielle de la loi du processus vers la mesure invariante, cependant les constantes ne sont pas explicites en général. Pour être plus précis, il faudra, comme on l'a fait dans cette section se ramener à des inégalités fonctionnelles du type Poincaré.

Nous avons aussi vu que sans immigration, une espèce envahissait définitivement la communauté. Un autre sujet qui pourrait être abordé est d'étudier la loi du processus ou encore de l'indice de Simpson, conditionnellement au fait que toutes les espèces survivent. Ceci nous donnerait des informations sur la distribution des individus quand la biodiversité est conservée. Ainsi, on peut se demander quel est le comportement de cette loi en temps long? Admet elle une mesure quasi-stationnaire? Est elle unique? Quel est l'influence des aléas environnementaux sur cette distribution? Plusieurs ouvrages traitent des distributions quasi-stationnaires et pourraient être utiles pour répondre à cette question : MÉLÉARD et VILLEMONTAIS [2012], CATTIAUX et collab. [2009] .

Dans la partie suivante, nous allons nous concentrer sur le second choix que nous aurions pu faire pour approcher le modèle discret, le cas de la sélection forte (se référer à ETHIER et NAGYLAKI [1989] et KIMURA [1964] pour plus de détails).

2.6 Références

- ANÉ, C., S. BLACHÈRE, D. CHAFAÏ, P. FOUGÈRES, I. GENTIL, F. MALRIEU, C. ROBERTO et G. SCHEFFER. 2000, *Sur les inégalités de Sobolev logarithmiques, Panoramas et Synthèses [Panoramas and Syntheses]*, vol. 10, Société Mathématique de France, Paris, ISBN 2-85629-105-8, xvi+217 p.. With a preface by Dominique Bakry and Michel Ledoux. [43](#), [44](#)
- CATTIAUX, P., P. COLLET, A. LAMBERT, S. MARTÍNEZ, S. MÉLÉARD et J. S. MARTÍN. 2009, «Quasi-stationary distributions and diffusion models in population dynamics», *The Annals of Probability*, vol. 37, p. 1926–1969. [45](#)
- DAWSON, D.A. 2009, *Stochastic Population Systems*, Summer school in probability at PIMS-UBC, 8 June-3 July. [30](#)
- EPSTEIN, C. et R. MAZZEO. 2010, «On wright-fisher diffusion and its relatives.», *SIAM Journal on Mathematical Analysis*, vol. 42, n° 2, p. 568–608. [30](#)
- ETHIER, S. 1976, «A class of degenerate diffusion processes occurring in population genetics», *Comm. Pure Appl. Math*, vol. 29, p. 483–493. [33](#)
- ETHIER, S. et T. KURTZ. 1981, «The infinitely many neutral alleles diffusion model», *Adv. Appl. Prob.*, n° 13, p. 429–452. [43](#)
- ETHIER, S. et F. NORMAN. 1977, «Error estimate for the diffusion approximation of the wright-fisher model», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, vol. 74, n° 11, p. 5096–5098. [32](#), [34](#)
- ETHIER, S. N. et T. NAGYLAKI. 1989, «Diffusion approximations of the two-locus wright-fisher model», *Journal of Mathematical Biology*, vol. 27, n° 1, p. 17–28. [45](#)
- FELLER, W. 1952, «The parabolic differential equations and the associated semigroups of transformation», *Ann. Math*, vol. 55, p. 468–519. [42](#)

- FELLER, W. 1954, «Diffusion processes in one dimension», *Trans.Am.Math.soc*, vol. 77, p. 1–30. [40](#), [42](#)
- GACKOU, G., A. GUILLIN et A. PERSONNE. 2019, «When can the discrete moran process be replaced by the wright-fisher diffusion», ArXiv :1905.04040. [32](#)
- GOEL, N. et N. RICHTER-DYN. 1974, *Stochastic Models in Biology*, Academic Press. [40](#)
- GRIFFITHS, R. 1979, «On the distribution of allele frequencies in a diffusion model», *Theor. Pop.Biol.*, n° 15, p. 140–158. [43](#)
- GUILLIN, A. J. F et PERSONNE, A. 2018, «On the simpson index for the moran process with random selection and immigration», ArXiv :1809.08890. [28](#)
- HUILLET, T. 2007, «On wright-fisher diffusion and its relatives.», *Journal of Statistical Mechanics : Theory and Experiment*, vol. 11, n° 3, p. hal–00181 730. [30](#)
- KIMURA, M. 1964, «Diffusion models in population genetics.», *Journal of Applied Probability*, vol. 1, n° 2, p. 177–232. [45](#)
- KIMURA, M. 1983, *The Neutral Theory of Molecular Evolution.*, Cambridge university press, Cambridge CB2 2RU UK. [29](#)
- MEYN, S. P. et R. L. TWEEDIE. 1993a, «Stability of markovian processes ii : continuous-time processes and sampled chains», *Advances in Applied Probability*, vol. 25, n° 3, doi :10.2307/1427521, p. 487–517. [45](#)
- MEYN, S. P. et R. L. TWEEDIE. 1993b, «Stability of markovian processes iii : Foster–lyapunov criteria for continuous-time processes», *Advances in Applied Probability*, vol. 25, n° 3, doi :10.2307/1427522, p. 518–548. [45](#)
- MÉLÉARD, S. et D. VILLEMONAIS. 2012, «Quasi-stationary distributions and population processes», *Probab. Surveys*, vol. 9, doi :10.1214/11-PS191, p. 340–410. [45](#)
- SENO, S. et T. SHIGA. 1984, «Diffusion models of temporally varying selection in population genetics.», *Advances in Applied Probability*, vol. 16, p. 260–280. [42](#)
- SHIMAKURA, N. 1977, «équations différentielles provenant de la génétique des populations», *Tôhoku Math. J.*, vol. 29, n° 2, p. 287–318, ISSN 0040-8735. [44](#)
- STROOCK, D. et S. VARADHAN. 1997, *Multidimensional Diffusion Process*, Springer. [32](#)
- WAXMAN, D. 2010, «Comparison and content of the wright-fisher model of random genetic drift, the diffusion approximation, and an intermediate model», *Journal of theoretical biology*, vol. 269, doi :10.1016/j.jtbi.2010.10.014, p. 79–87. [29](#)
- WRIGHT, S. 1977-1978, «Evolution and the genetics of populations», *Univ. of Chicago Press*, vol. Vol. 3(1977), vol. 4 (1978), n° 13, p. 443–473 and 460–476. [43](#)

Chapitre 3

Étude de la dynamique en sélection forte

« Il est dans la probabilité que mille choses arrivent qui sont contraires à la probabilité. » »

Henri Louis Mencken

Sommaire

| | |
|--|-----------|
| 3.1 Convergence en sélection forte | 48 |
| 3.1.1 Approximation diffusion | 48 |
| 3.2 Étude des champs de vecteurs | 50 |
| 3.2.1 En dimension un | 50 |
| 3.2.2 En dimension deux | 51 |
| 3.2.3 Conclusion et perspectives. | 56 |
| 3.3 Etude du processus en environnement aléatoire | 57 |
| 3.3.1 Notations et quelques propriétés | 57 |
| 3.3.2 Deux espèces et deux environnements. | 59 |
| 3.3.3 Propriétés générales | 62 |
| 3.3.4 Le cas de trois espèces et deux environnements | 64 |
| 3.3.5 Persistance des trois espèces. | 69 |
| 3.4 Conclusion et perspectives | 71 |
| 3.5 Références | 71 |

3.1 Convergence en sélection forte

Dans cette section, on montre que la dynamique du modèle présenté en section 1.2.1 peut être approchée par un PDMP (processus déterministe par morceaux) quand J tend vers l'infini.

Comme pour la partie 2.1, on définit une nouvelle échelle de temps qui dépend de J . Cependant cette fois-ci, comme le suggère la remarque 6, on admet qu'un pas de temps correspond à J événements. Les paramètres de sélection et d'immigration ne sont plus inversement proportionnels à la taille de la population comme dans la section précédente. C'est ce qui justifie le nom de sélection forte.

Ce choix d'échelle nous conduit à étudier un processus multidimensionnel déterministe par morceaux.

3.1.1 Approximation diffusion

La propriété suivante est analogue à celle énoncée en 6, on l'adapte ici à la nouvelle échelle.

Proposition 15.

Soit $\Delta_t = \frac{1}{J}$ et $n = tJ$.

X_n est toujours le vecteur d'abondance au temps n .

1. $\mathbb{E}[X_{n+1}^i - x^i | X_n = x] = \frac{1}{J} \left(m_n(p_n^i - x^i) + (1 - m_n) \frac{x^i(1-x^i)s_n^i}{1 + \sum_{k \in \mathbb{S}} x^k s_n^k} \right)$
2. $\text{Var}[X_{n+1}^i - x^i | X_n = x] = O(\frac{1}{J^2})$
3. $\text{Cov}[X_{n+1}^i, X_{n+1}^l | X_n = x] = O(\frac{1}{J^2}), \quad i \neq l$

La dernière partie de la propriété 15 montre bien que l'espérance est de l'ordre de $\frac{1}{J}$ alors que la variance est d'ordre $\frac{1}{J^2}$. En considérant une échelle en $\frac{1}{J}$ la variation de variance sur un pas de temps sera négligeable en grande population. Ce choix nous conduit à conserver une sélection et une immigration indépendante de la taille de la population et donc à obtenir des équations déterministes ou seuls les paramètres s, m, p peuvent être aléatoires.

Hypothèse (A).

- le processus (p_n) est supposé constant, ceci correspond à un réservoir indépendant du temps;
- le processus (m_n^J) est une chaîne de Markov autonome, on note alors $\tilde{m}_t^J = m_{\lfloor tJ \rfloor}^J$ son prolongement constant par morceaux. Il prend ces valeurs dans un ensemble fini noté E_m et uniformément borné en J . Soit $\mathbb{P}_{\tilde{m}^J}(m, m', t)$ la probabilité de transition de m vers m' en un temps t et supposons de plus que pour $m \neq m'$,

$$\lim_{J \rightarrow \infty} \mathbb{P}_{\tilde{m}^J} \left(m, m', \frac{1}{J} \right) \times J = Q^m(m, m')$$

est bien défini;

- Le processus (s_n^J) est une chaîne de Markov autonome, on note alors son prolongement continu par morceaux $\tilde{s}_t^J = s_{\lfloor tJ \rfloor}^J$. Elle prend ces valeurs dans un ensemble fini E_s et est uniformément bornée en J . Notons $\mathbb{P}_{\tilde{s}^J}(s, s', t)$ ces probabilités de transition et supposons de plus que pour $s \neq s'$,

$$\lim_{J \rightarrow \infty} \mathbb{P}_{\tilde{s}^J} \left(s, s', \frac{1}{J} \right) \times J = Q^s(s, s')$$

est bien défini.

— Les processus (m_n) et (s_n) sont supposés indépendants.

Ces hypothèses concernant les limites des probabilités de transition ont pour but d'assurer la convergence en loi de s et m vers des processus de sauts Markoviens quand J tend vers l'infini.

On peut maintenant énoncer notre résultat d'approximation diffusion :

Théorème 7. *Supposons (A), alors quand J tend vers l'infini la suite des processus $(X_t^J)_{t \in \mathbb{N}}$ converge en loi pour la topologie de Skorokhod vers X_t dont les coordonnées sont solutions du système différentiel suivant :*

$$\begin{pmatrix} dX_t^1 \\ \vdots \\ dX_t^S \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m_t(p_t^1 - X_t^1) + (1 - m_t)X_t^1 \frac{s_t^1 - \sum_{k \in \mathbb{S}} X_t^k s_t^k}{1 + \sum_{k \in \mathbb{S}} X_t^k s_t^k} \\ \vdots \\ m_t(p_t^S - X_t^S) + (1 - m_t)X_t^S \frac{s_t^S - \sum_{k \in \mathbb{S}} X_t^k s_t^k}{1 + \sum_{k \in \mathbb{S}} X_t^k s_t^k} \end{pmatrix} dt \quad (3.1)$$

avec $s_t = \lim \tilde{s}_t^J$ et $m_t = \lim \tilde{m}_t^J$ les processus Markoviens de saut ayant pour générateurs Q^s et Q^m et pour conditions initiales $s_0 = \lim \tilde{s}_0^J$ et $m_0 = \lim \tilde{m}_0^J$.

Remarque 19. Nous avons choisi d'énoncer ce théorème pour un nombre S d'espèces. Dans la suite nous nous contenterons d'étudier les cas $S = 1$ et $S = 2$, nous supposerons aussi que seule la sélection est aléatoire.

Le processus obtenu est un processus Markovien déterministe par morceaux (ou encore PDMP pour piecewise deterministic Markov processes). Il évolue selon la dynamique déterministe de l'équation (3.1) à s et m fixés pendant une certaine durée de temps puis, change de comportement et adopte une autre dynamique quand le paramètre s ou m change de valeur. Pour plus de précisions sur la construction et l'étude de ces processus on peut consulter les travaux de [DAVIS \[1984\]](#), [BENAÏM et collab. \[2015\]](#) et [SCHREIBER et collab. \[2011\]](#).

On peut par ailleurs donner une estimation de l'erreur commise lors de l'approximation en grande population. C'est l'objet du prochain théorème énoncé ici pour deux espèces mais facilement généralisable à un plus grand nombre d'espèces.

Considérons le processus Z_t , prenant ses valeurs dans $\mathcal{J} = [0,1] \times E_s$, défini à partir du générateur suivant, pour f dans $\mathcal{C}^1(\mathcal{J})$:

$$\begin{aligned} L_{x,s} f(x, s) &= \frac{sx(1-x)}{(1+sx)J} \frac{\partial}{\partial x} f(x, s) + \sum_{s' \in E} \frac{\alpha_s Q_{s,s'}}{J} (f(x, s') - f(x, s)) \\ &= L_x f(x, s) + L_s f(x, s) \end{aligned}$$

Cela correspond au générateur du processus 3.1, écrit dans l'échelle de temps du processus discret pour deux espèces.

On va donc comparer Z_t au processus X_n décrit en partie 1.4 sur l'intervalle de temps fixé $[0, T]$. On choisira la norme $\|f\|_J = \sup_{k \leq \lfloor Jt \rfloor} |f(\frac{k}{J})|$ déjà utilisée en partie 4.2

Le théorème suivant donne une estimation de cette erreur :

Théorème 8. *Soient $T_t f(x, s) = \mathbb{E}_{x,s}[f(Z_t)]$ et $f \in \mathcal{C}^3(\mathcal{J})$ alors il existe une fonction C_t au plus exponentielle en temps et une fonction k_t linéaire en temps vérifiant quand J (la taille de la population) tend vers l'infini :*

$$\begin{aligned} \|\mathbb{E}_{x,s}[f(Z_t) - f(X_t)]\|_J &\leq \frac{C_t}{J} \left(\|f\|_J + \|f^{(1)}\|_J + \|f^{(2)}\|_J \right) \\ &\quad + k_T \max_{s,s' \in E} |JP_{s,s'} - \alpha_s Q_{s,s'}| \|f\|_J + O\left(\frac{1}{J^2}\right) \end{aligned}$$

Démonstration. La preuve suit le même raisonnement que dans l'article GACKOU et collab. [2019] présent en partie 4.2 et résumé en partie 2.1.3. \square

On va maintenant étudier le PDMP défini par (7).

3.2 Étude des champs de vecteurs

Pour comprendre le PDMP, il est nécessaire d'étudier au préalable le champ de vecteurs pour chaque paramètre. Existe-t-il des points d'équilibre, des points attractifs? Cette section est dédiée à l'étude du champ défini par (3.1) pour $s \in E_s$ non aléatoire, m et p fixés. Nous traiterons seulement les cas de deux et trois espèces.

Notation 7. On note :

1. $\mathcal{E} = \{X / \sum_{i=1}^S X^i \leq 1\}$ l'espace dans lequel évolue le processus,
2. $\mathcal{E}_0 = \{X \in E / \exists i \leq S + 1, X^i = 0\}$ l'espace d'extinction d'au moins une espèce,
3. $\mathcal{E}_0^i = \{X \in E_0 / X^i = 0\}$ l'espace d'extinction de l'espèce i .

3.2.1 En dimension un

On étudie ici le cas où $S=1$ (2 espèces).

On supposera de plus m, s, p constants dans le temps.

Le système dynamique, pour $S=1$, a pour équation :

$$dX_t = m(p - X_t) + (1 - m)s \frac{X_t(1 - X_t)}{1 + sX_t}$$

La première proposition consiste à s'assurer que la quantité X_t reste bien dans $[0, 1]$ au cours du temps.

Proposition 16.

Le segment $[0, 1]$ est une zone piège dans le futur pour le système différentiel précédent. En particulier si $X_0 \in [0, 1]$ alors X_t est défini sur \mathbb{R} et $\forall t, X_t \in [0, 1]$.

Démonstration. Si m est nul, 0 et 1 sont des solutions stationnaires, ainsi par Cauchy lipschitz toute solution vérifiant $X_0 \in]0, 1[$ reste dans $]0, 1[$.

Si $m \neq 0$ et $p < 1$, il suffit de vérifier que le champ est rentrant en 0 et en 1.

En 0^+ , $\lim dX_t = m p dt > 0$ donc le champ est rentrant en 0.

En 1^- , $\lim dX_t = m(p - 1) dt < 0$ et le champ est bien rentrant en 1.

Si maintenant $p = 1$ et $m \neq 0$ alors 1 est une solution stationnaire et le champ est rentrant en 0, par les mêmes arguments que précédemment, $[0, 1]$ est bien une zone piège dans le futur. \square

Proposition 17. *Si $m \neq 0$ alors il existe un unique point stationnaire dans $[0, 1]$.*

Démonstration. Soit x un point stationnaire alors x vérifie $F(x) = m(p - x) + s \frac{x(1-x)}{1+sx} = 0$ Autrement dit x est solution d'un polynôme de degrés deux donc, au plus, deux choix sont possibles. Remarquons déjà que $F(0) \geq 0$ et $F(1) \leq 0$, donc il existe une solution au moins dans $[0, 1]$ à l'équation $F(x) = 0$. De plus comme il s'agit d'un polynôme de degrés deux, $\lim_{x \rightarrow -\infty} F(x) = +\infty$ nécessairement la deuxième solution est dans $] -\infty, 0[$.

Le cas où $m = 0$ est le seul cas où 0 et 1 sont deux points stationnaires. \square

Corollaire 5. *Supposons $m \neq 0$ et notons x_{eq} l'unique point stationnaire de $[0, 1]$ alors toute trajectoire rentrant dans $[0, 1]$ converge vers x_{eq} quand $t \rightarrow \infty$.*

Démonstration. Une trajectoire qui reste confinée dans un compact converge nécessairement en dimension 1 vers un point stationnaire. \square

Proposition 18. Supposons $m = 0$ alors 0 et 1 sont deux points stationnaires. Si $s > 0$ (respectivement $s < 0$) alors 1 est attractif (respectivement répulsif) et 0 est répulsif (respectivement attractif).

Éléments de preuve 3. Il suffit de regarder le sens du champ.

Remarque 20. Si $m = 0$ les points 0 et 1 ne sont plus atteignables en temps fini par le processus contrairement au cas discret.

L'étude du système dynamique en dimension un reste basique, mais se complique en dimension 2. Pour illustrer les propos ci-dessus, on a tracé quelques trajectoires de X_t pour différentes valeurs de s, m, p .

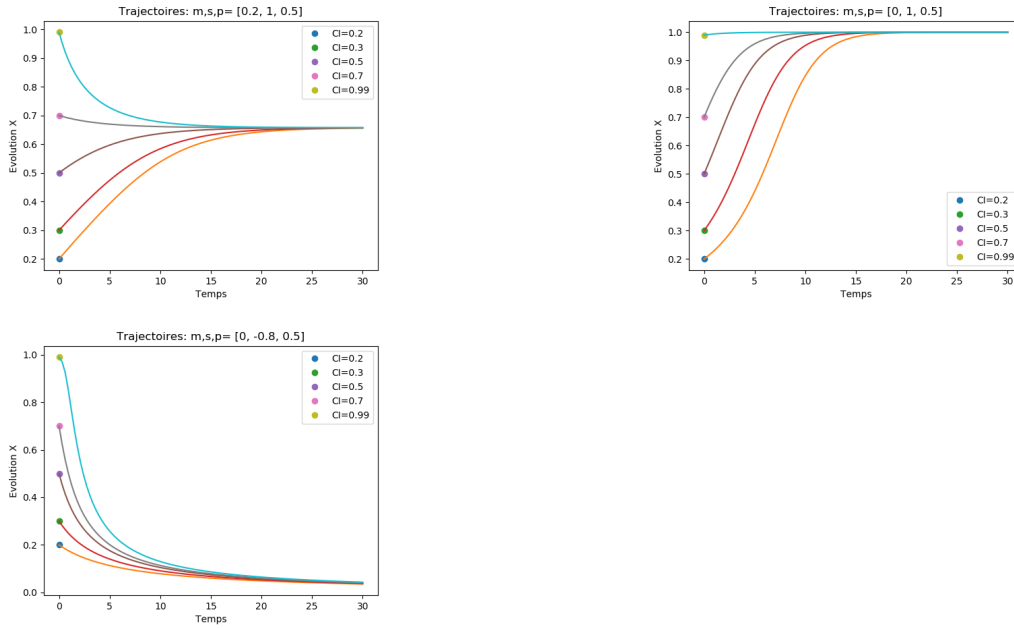


FIGURE 3.1 – Représentation des trajectoires dans diverses situations.

3.2.2 En dimension deux

L'étude du système dynamique en dimension deux devient un peu plus technique. L'existence d'un unique point d'équilibre et le fait qu'il soit attractif n'est plus aussi simple qu'en dimension une.

Dans cette partie, $S = 2$, i.e le système est composé de 3 espèces. On choisira pour plus de clarté de noter X_t, Y_t et Z_t la proportion de chacune des espèces à l'instant t .

Notation 8. On notera encore m le paramètre d'immigration, s^x, s^y les paramètres de sélection de chacune des deux espèces et p^x, p^y les proportions dans le réservoir de chacune des espèces. Toutes ces quantités sont supposées constantes dans le temps.

On notera $P_{aram} =]0, 1[\times] -1, \infty[^2$ et $p_{aram} = (m, p^x, p^y, s^x, s^y) \in P_{aram}$.

L'équation associée au système dynamique pour $S = 2$ devient :

$$\begin{pmatrix} dX_t \\ dY_t \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m(p^x - X_t) + (1 - m)X_t \frac{s^x - X_t s^x - Y_t s^y}{1 + X_t^k s^x + Y_t s^y} \\ m(p^y - Y_t) + (1 - m)Y_t \frac{s^y - X_t s^x - Y_t s^y}{1 + X_t s^x + Y_t s^y} \end{pmatrix} dt \quad (3.2)$$

Remarque 21.

L'équation 3.2 peut s'écrire sous la forme :

$$\begin{pmatrix} dX_t \\ dY_t \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} mp^x - X_t + (1-m) \frac{(1+s^x)X_t}{1+X_t s^x + Y_t s^y} \\ mp^y - Y_t + (1-m) \frac{(1+s^y)Y_t}{1+X_t s^x + Y_t s^y} \end{pmatrix} dt \quad (3.3)$$

Commençons par nous assurer que pour toute condition initiale vérifiant $1 = X_0 + Y_0 + Z_0$, le processus solution de (3.2) vérifie cette égalité pour tout temps t , i.e $1 = X_t + Y_t + Z_t$ quelque soit la valeur des paramètres. Par conséquent le PDMP vérifiera lui aussi cette condition pour tout temps t .

Proposition 19.

Ici, $\mathcal{E} = \{(x, y) \mid tq \ x \in [0, 1], 0 \leq y \leq 1 - x\}$ est une zone piège dans le futur pour le système différentiel (3.3). C'est à dire que pour toute condition initiale $(x, y) \in \mathcal{E}$ le processus (X_t, Y_t) restera dans \mathcal{E} pour tout temps t .

Démonstration. Pour démontrer cela, il faut justifier que le champ est rentrant le long des contours de \mathcal{E} . On supposera que m est strictement positif ainsi que p^x et p^y . Les contours se divisent donc en trois parties :

1. La première est $\Delta_1 = \{(x, y) \in \mathcal{E} / x = 0\}$
On a $dX(0, y) = mp^x dt > 0$. Autrement dit le champ est rentrant le long de Δ_1 .
2. La seconde est $\Delta_2 = \{(x, y) \in \mathcal{E} / y = 0\}$
On a de même $dX(x, 0) = mp^y > 0$ et le champ est encore rentrant le long de Δ_2
3. La troisième est $\Delta_3 = \{(x, y) \in \mathcal{E} / y = x - 1\}$.

Alors

$$\begin{pmatrix} dX \\ dY \end{pmatrix} (x, 1-x) = \begin{pmatrix} m(p^x - X_t) + (1-m)X_t(1-X_t) \frac{s^x - s^y}{1+X_t s^x + (1-X_t) s^y} \\ m(p^y - 1 + X_t) - (1-m)X_t(1-X_t) \frac{s^x - s^y}{1+X_t s^x + (1-X_t) s^y} \end{pmatrix} dt \quad (3.4)$$

et

$$dX(x, 1-x) + dY(x, 1-x) = -m(1-p^x - p^y)dt \leq 0$$

Donc le champ est encore rentrant le long de Δ_3 .

Les cas particuliers où p_x , ou p_y , ou m , est nul se traitent de la même façon . □

Théorème 9.

Supposons $m \neq 0$ alors le système dynamique 3.2 admet un unique point stationnaire dans \mathcal{E} et pour toute condition initiale de \mathcal{E} , le processus (X_t, Y_t) converge vers ce point en temps long pour tout $param \in P_{param}$.

Démonstration. Supposons dans un premier temps que m, p^x, p^y, s_x et s_y sont strictement positifs et démontrons le théorème dans ce cas particulier.

On démontrera l'existence puis l'unicité.

Existence

Commençons par montrer qu'il n'existe aucune trajectoire cyclique.

Lemme 5. Si s_x et s_y sont positifs ou nuls alors le système dynamique n'admet pas de trajectoire cyclique.

Démonstration. Par l'absurde, supposons qu'il existe γ une orbite périodique, $\gamma_t = (\gamma_t^x, \gamma_t^y)$ On introduit l'intégrale le long de γ pour ϕ une fonction de $\mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$:

$$\begin{aligned} \int_{\gamma} \phi dX dy - \phi dY dx &= \int \phi dX(\gamma_t) d\gamma_t^y dt - \phi dY(\gamma_t) d\gamma_t^x dt \\ &= \int \phi dX(\gamma_t) dY(\gamma_t) dt - \phi dY(\gamma_t) dX(\gamma_t) dt = 0 \end{aligned}$$

Appliquons aussi la formule de Green-Riemann, selon le sens de parcours de γ , on obtient :

$$\int_Y \phi dXdY - \phi dYdx = \pm \oint_Y \partial_x \phi dX + \partial_y \phi dY dx dy = 0 \quad (3.5)$$

Avec la formule 3.3 en prenant $\phi(x, y) = \frac{1}{xy}$ on trouve :

$$\partial_x \phi dX = -\frac{mp}{(XY)^2} - \frac{(1-m)(1+s^x)s^x}{Y^2(1+s^xX+s^yY)^2} \leq 0$$

De même par symétrie, $\partial_x \phi dY \leq 0$.

Ces deux quantités ne sont pas strictement nulle donc l'équation 3.5 ne peut être nulle. D'où la contradiction.

Ainsi il n'y a pas de cycle dans \mathcal{E} . □

Alors, nécessairement, comme \mathcal{E} est une zone piège compacte ne possédant pas de cycle, il existe au moins un point stationnaire dans \mathcal{E} et pour toute condition initiale dans \mathcal{E} , le processus (X_t, Y_t) est défini pour tout temps.

Montrons qu'il existe un unique point stationnaire :

Unicité

On considère dans la suite (x_0, y_0) vérifiant le système suivant :

$$\begin{cases} f(x_0, y_0) = mp^x - x_0 + \frac{(1-m)(1+s^x)x_0}{1+s^x x_0 + s^y y_0} = 0 \\ g(x_0, y_0) = mp^y - y_0 + \frac{(1-m)(1+s^y)y_0}{1+s^x x_0 + s^y y_0} = 0 \end{cases} \quad (3.6)$$

Lemme 6.

Soit (x_0, y_0) vérifiant (3.6) alors :

- $0 < mp^x \leq x_0$ et $0 < mp^y \leq y_0$
 - $\frac{(1-m)(1+s^x)}{1+s^x x_0 + s^y y_0} < 1$ et $\frac{(1-m)(1+s^y)}{1+s^x x_0 + s^y y_0} < 1$
- (3.7)

Démonstration. Puisque (x_0, y_0) vérifie (3.6), comme $\frac{(1-m)(1+s^x)x_0}{1+s^x x_0 + s^y y_0}$ est positif ou nul, alors obligatoirement, $0 < mp^x \leq x_0$, (on a de même $0 < mp^y \leq y_0$).

De plus puisque $0 < mp^x$, on obtient nécessairement que $-x_0 + \frac{(1-m)(1+s^x)x_0}{1+s^x x_0 + s^y y_0} < 0$ et donc $\frac{(1-m)(1+s^x)}{1+s^x x_0 + s^y y_0} < 1$ (de même $\frac{(1-m)(1+s^y)}{1+s^x x_0 + s^y y_0} < 1$). □

Supposons alors qu'il existe un autre point stationnaire dans \mathcal{E} noté (x_1, y_1) différent du précédent, alors, sans perdre de généralité on peut supposer $y_1 > y_0$.

Lemme 7. Soient (x_1, y_1) et (x_0, y_0) deux points vérifiant (3.6) tels que $y_1 > y_0$ alors nécessairement $x_1 < x_0$.

Démonstration. Montrons d'abord que $x_1 \neq x_0$ en effet fixons x_0 et considérons y tel que $g(x_0, y) = 0$, y est donc solution d'un polynôme de degrés deux ayant $-s^y$ pour coefficient dominant, il y a donc au plus deux solutions. Notons que $g(x_0, 0) = mp^y \geq 0$ et remarquons de plus que comme s^y est positif, le terme dominant est négatif. Alors les deux racines de ce polynôme seront nécessairement de signe opposé. Ainsi une seule peut vérifier la condition d'appartenance à $[0, 1]$. Autrement dit pour tout x fixé, il existe au plus un y vérifiant (3.6).

Ainsi comme $y_1 \neq y_0$ nécessairement $x_1 \neq x_0$.

Ensuite remarquons que $\partial_x f(., y)$ et $\partial_y f(x, y)$ sont toutes deux décroissantes. Alors comme $y_1 > y_0$ pour que $f(x_1, y_1) = f(x_0, y_0)$ il faut nécessairement que $x_1 \leq x_0$. □

Lemme 8.

Supposons s^x et s^y strictement positifs alors au plus un point de \mathcal{E} vérifie (3.6).

Démonstration. On raisonnera par l'absurde. Soient (x_1, y_1) et (x_0, y_0) deux points vérifiant (3.6) tels que $y_1 > y_0$ alors par le lemme précédent $x_1 < x_0$.

Considérons donc la quantité strictement positive suivante, puis en utilisant le lemme 2 :

$$\begin{aligned} x_0 - x_1 &= -\frac{(1-m)(1+s^x)x_1}{1+s^x x_1 + s^y y_1} + \frac{(1-m)(1+s^x)x_0}{1+s^x x_0 + s^y y_0} \\ &= (1-m)(1+s^x) \frac{-x_1(1+s^y y_0) + x_0(1+s^y y_1)}{(1+s^x x_0 + s^y y_0)(1+s^x x_1 + s^y y_1)} \\ &= (1-m)(1+s^x) \frac{(x_0 - x_1)(1+s^y y_1) + x_1 s^y (y_1 - y_0)}{(1+s^x x_0 + s^y y_0)(1+s^x x_1 + s^y y_1)} \\ &= (x_0 - x_1) \frac{1+s^y y_1}{1+s^x x_1 + s^y y_1} \frac{(1-m)(1+s^x)}{1+s^x x_0 + s^y y_0} + \frac{x_1 s^y (y_1 - y_0)}{1+s^x x_1 + s^y y_1} \frac{(1-m)(1+s^x)}{1+s^x x_0 + s^y y_0} \\ &< (x_0 - x_1) \frac{1+s^y y_1}{1+s^x x_1 + s^y y_1} + \frac{x_1 s^y (y_1 - y_0)}{1+s^x x_1 + s^y y_1} \end{aligned}$$

donc

$$(x_0 - x_1) \left(1 - \frac{1+s^y y_1}{1+s^x x_1 + s^y y_1} \right) < \frac{x_1 s^y (y_1 - y_0)}{1+s^x x_1 + s^y y_1}$$

et

$$(x_0 - x_1) < (y_1 - y_0) \frac{s^y}{s^x}$$

Maintenant par un raisonnement similaire on obtient le résultat symétrique :

$$(y_1 - y_0) < (x_0 - x_1) \frac{s^x}{s^y}$$

En couplant les deux on aboutit à $(y_1 - y_0) < (y_1 - y_0)$ qui est une contradiction. □

Lemme 9. Le point stationnaire (x_0, y_0) est un puits. C'est à dire que toute solution de (3.2) démarant suffisamment proche de (x_0, y_0) converge vers ce point dans le futur.

Démonstration. La preuve de ce résultat est classique, on va considérer le linéarisé de l'équation 3.2 en (x_0, y_0) et montrer que ces valeurs propres sont strictement négatives.

La jacobienne du champ $D(x_0, y_0)$ s'écrit :

$$D(x_0, y_0) = \begin{pmatrix} -1 + \frac{\Delta_x(1+s^y y_0)}{1+s^x x_0 + s^y y_0} & -\frac{\Delta_x s^y x_0}{1+s^x x_0 + s^y y_0} \\ -\frac{\Delta_y s^x y_0}{1+s^x x_0 + s^y y_0} & -1 + \frac{\Delta_y(1+s^x x_0)}{1+s^x x_0 + s^y y_0} \end{pmatrix}$$

Avec $\Delta_x = \frac{(1-m)(1+s^x)}{1+s^x x_0 + s^y y_0}$ et $\Delta_y = \frac{(1-m)(1+s^y)}{1+s^x x_0 + s^y y_0}$, par la propriété 3.7 et comme $\frac{1+s^y y_0}{1+s^y y_0 + s^x x_0} < 1$ (cars s^x et s^y sont supposés positifs). On sait que $-1 + \frac{\Delta_x(1+s^y y_0)}{1+s^x x_0 + s^y y_0}$ et $-1 + \frac{\Delta_y(1+s^x x_0)}{1+s^x x_0 + s^y y_0}$ sont négatifs et donc que la trace de $D(x_0, y_0)$ est aussi négative.

Regardons maintenant le déterminant :

$$\begin{aligned}
 \det D(x_0, y_0) &= \left(-1 + \frac{\Delta_x(1 + s^y y_0)}{1 + s^x x_0 + s^y y_0} \right) \left(-1 + \frac{\Delta_y(1 + s^x x_0)}{1 + s^x x_0 + s^y y_0} \right) - \frac{\Delta_y \Delta_x s^x s^y y_0 x_0}{1 + s^x x_0 + s^y y_0} \\
 &= 1 - \frac{\Delta_x(1 + s^y y_0)}{1 + s^x x_0 + s^y y_0} - \frac{\Delta_y(1 + s^x x_0)}{1 + s^x x_0 + s^y y_0} - \frac{\Delta_y \Delta_x}{1 + s^x x_0 + s^y y_0} \\
 &\geq 1 - \Delta_x - \Delta_y - \Delta_x \Delta_y \\
 &\geq (1 - \Delta_x)(1 - \Delta_y) > 0
 \end{aligned}$$

Le déterminant est strictement positif et la trace est négative. Les valeurs propres de $D(x_0, y_0)$ sont alors toutes les deux strictement négatives et cela pour tout m , $s^x > 0$, $s^y > 0$.

Le point stationnaire (x_0, y_0) est donc un puits. □

Le lemme précédent nous assure qu'il n'existe pas d'orbite homocline et le premier qu'il n'y a pas d'orbite cyclique. Le théorème de Bendixon-Poincaré (cf : SERGE [1995]) permet de conclure qu'il existe un unique point stationnaire dans \mathcal{E} et que toute orbite ayant pour condition initiale un élément de \mathcal{E} converge vers ce point stationnaire.

On a alors démontré le résultat pour p_x, p_y, m, s^x et s^y strictement positifs .

Si l'une de ces quantités est nulle on peut calculer simplement la valeur du point fixe et donc vérifier qu'il en existe un unique.

Il reste donc à traiter le cas où s^x ou s^y est négatif. Supposons alors sans perdre de généralité que $s^x < 0$ et que $s^x \leq s^y$.

En posant $Z_t = 1 - X_t - Y_t$, le système 3.3 est équivalent au système :

$$\begin{pmatrix} dZ_t \\ dY_t \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m(1 - p^x - p^y) - Z_t + (1 - m) \frac{(1 - \frac{s^x}{1+s^x})Z_t}{1 - Z_t^k \frac{s^x}{1+s^x} + Y_t \frac{(s^y - s^x)}{1+s^x}} \\ mp^y - Y_t + (1 - m) \frac{(1 + \frac{(s^y - s^x)}{1+s^x})Y_t}{1 - Z_t^k \frac{s^x}{1+s^x} + Y_t \frac{(s^y - s^x)}{1+s^x}} \end{pmatrix} dt \quad (3.8)$$

En notant $\tilde{s}^z = \frac{s^x}{1+s^x}$, $\tilde{s}^y = \frac{(s^y - s^x)}{1+s^x}$, qui sont bien deux quantités positives, on se ramène au cas précédent et on montre l'existence d'un unique point fixe (z_0, y_0) . Et donc par la relation $x_0 = 1 - z_0 - y_0$ on en déduit un unique point stationnaire (x_0, y_0) dans E . Par les mêmes arguments que ceux utilisés dans le lemme 9, on peut montrer qu'il s'agit d'un puits et on conclut de la même manière. □

Remarque 22. Un tel point (x_0, y_0) n'est pas facilement exprimable en fonction des paramètres en général.

Le théorème suivant va caractériser le champ de vecteurs quand m est nul. Il reste vrai en dimension quelconque, il est énoncé ici dans le cadre général. Notons au préalable $\mathcal{E}^+ = \{(x, y, z) \in \mathcal{E} / xyz \neq 0\}$, l'intérieur de \mathcal{E} .

Théorème 10.

Soient $m = 0$ et X_t la solution de 3.2

Supposons que $s^k \neq s^j, \forall j \neq k$ and $s^m = \max_{i \leq S} s^i$ est strictement positive.

Alors $L(x) = - \sum_{k=1}^S x^k s^k$ est une fonction de Lyapunov stricte pour (3.1). Et X_t converge vers e_m , le $m^{\text{ième}}$ vecteur de la base canonique.

Démonstration. Soit \mathcal{V} un voisinage de e_m . démontrons que L décroît strictement le long des trajectoires.

$$\begin{aligned} \frac{-dL(X_t)}{dt} &= \frac{1}{1 + \sum_{j=1}^S s^j X_t^j} \sum_{k=1}^S s^k \left(X_t^k s^k - X_t^k \sum_{j=1}^S s^j X_t^j \right) \\ &= \frac{1}{1 + \sum_{j=1}^S s^j X_t^j} \left(\sum_{k=1}^S (s^k)^2 X_t^k - \left(\sum_{k=1}^S s^k X_t^k \right)^2 \right) \end{aligned}$$

Puisque $\sum_{k=1}^{S+1} X_t^k = 1$, la quantité $\sum_{k=1}^S (s^k)^2 X_t^k - \left(\sum_{k=1}^S s^k X_t^k \right)^2$ peut être interprétée comme étant la variance d'une variable aléatoire prenant les valeurs s^k avec probabilité X_t^k pour tout k . Donc cette quantité est positive, et L est une fonction de Lyapunov.

Résolvons maintenant $\frac{dL(X_t)}{dt}(X) = 0$, ou de façon équivalente $\sum_{k=1}^S s^k X^k \left(s^k - \sum_{j=1}^S s^j X^j \right) = 0$ in \mathcal{V} .

Puisque \mathcal{V} est un voisinage de e_m , tous les $s^k X^k$ sont non nuls, en particulier $s^m X_t^m \neq 0$. Notons alors $1, \dots, n$ ceux qui sont non nuls.

Donc $\frac{dL(X_t)}{dt}(X) = 0$ est équivalent à $s^k = \sum_{j=1}^n s^j X^j$ pour tout $k \leq n$. Mais puisque les s^k sont supposés être tous différents, nécessairement $n = 1$ et $X_t^k = 0$ si $k \neq m$. Et le seul point de \mathcal{V} qui vérifie $\frac{dL(X_t)}{dt}(X) = 0$ est e_m .

Donc L est une fonction de Lyapunov stricte \mathcal{V} .

Alors si $X_0 \in \mathcal{E}^+$, $X_0^m \neq 0$, et $\frac{dX_t^m}{dt} > 0$ car $s^m - \sum_{j=1}^S s^j X^j > 0$ donc au bout d'un temps suffisamment

long X_t sera dans \mathcal{V} .

Le théorème de Lyapunov conclut cette preuve. \square

Corollaire 6. *Supposons $m = 0$ alors les points $(0, 0)$, $(1, 0)$ et $(0, 1)$ sont des points d'équilibre, deux sont instables et un est stable.*

Remarque 23. Le théorème 12 donne une vitesse de convergence dans ce cas ci.

Les graphiques suivants où sont représentés des champs de vecteurs ainsi que plusieurs solutions partant de conditions initiales différentes, illustrent les résultats précédents.

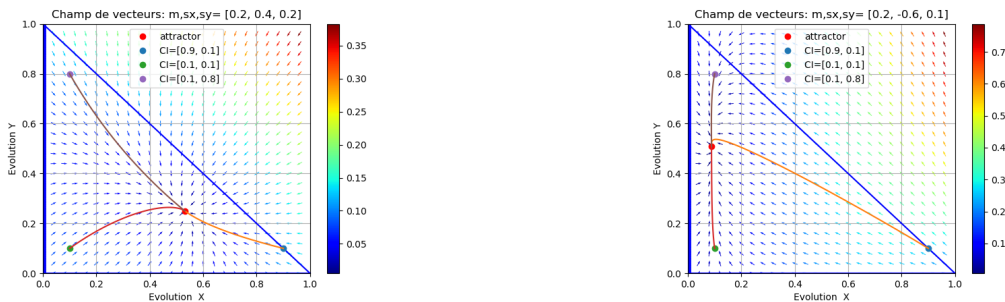


FIGURE 3.2 – Champs de vecteurs dans le cas $m \neq 0$

Remarque 24. Les champs ont été présentés ici pour deux et trois espèces, leurs comportements sont similaire en dimensions plus grandes.

3.2.3 Conclusion et perspectives.

Après avoir étudié les champs de vecteurs à paramètre constant, on peut se concentrer sur le comportement du PDMP.

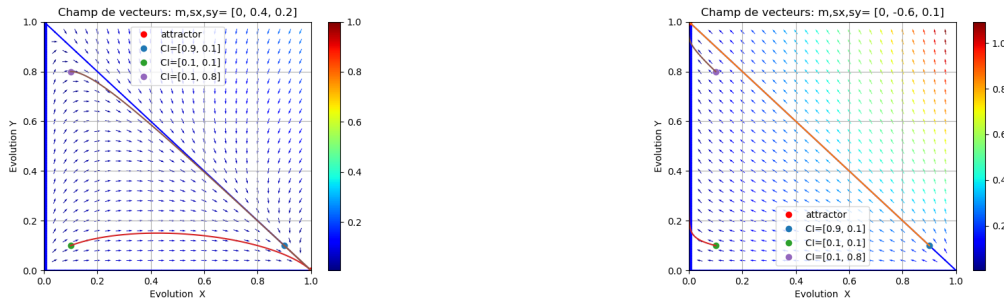


FIGURE 3.3 – Champs de vecteurs pour $m = 0$. Sont représentées 3 trajectoires. $p^x = p^y = 0.3$

L'étude d'un tel processus est mathématiquement complexe. Nous allons, dans la suite, cibler un cas d'étude précis. Le fait que le paramètre m soit aléatoire n'est en fait que peu pertinent, son rôle étant essentiellement de réintroduire de la diversité ce qui est intéressant est qu'il soit toujours nul ou non. (Le cas où m peut prendre plusieurs valeurs, dont certaines mais pas toutes sont nulles, présente peu d'intérêt).

Si, $m \neq 0$ alors les champs de vecteurs qui déterminent le comportement du processus seront similaires à ceux de la figure 3.2. Toute trajectoire est attirée par un point d'équilibre non explicite et convergera vers ce point en temps long. Il serait intéressant de pouvoir déterminer le comportement en temps long du PDMP, en particulier le support et la forme de sa mesure invariante. Cependant de tels résultats sont mathématiquement très compliqués à obtenir avec les outils dont nous disposons.

Si $m = 0$, en revanche, les champs de vecteurs ont un équilibre facile à déterminer 3.3. Il s'agit des sommets de E . C'est pour chacun d'eux, une espèce, en l'occurrence la plus favorisée, qui envahira la communauté. Cependant que se passe-t-il en environnement aléatoire ?

On a montré dans le chapitre précédent, propriété 11, que dans un cas de figure similaire, mais en sélection faible, une espèce envahissait la communauté de façon définitive. Dans la section suivante nous étudierons ce cas précis, mais en sélection forte.

Ainsi dans la suite, nous supposons que $m = 0$ et que seul le paramètre de sélection est un processus Markovien de saut.

3.3 Etude du processus en environnement aléatoire

Le but de cette partie est de prouver qu'en oscillant entre des environnements favorisant alternativement des espèces différentes on peut conserver de la biodiversité, même en absence d'immigration.

Notons que si le processus solution de (3.1) a pour condition initiale un état où toutes les espèces sont représentées alors au cours du temps, même en environnement constant (non aléatoire), aucune espèce ne disparaîtra. Les points d'équilibre ne sont atteignables qu'au bout d'un temps infini. Il faut donc donner une définition bien précise de ce que signifie "conserver de la biodiversité", on utilisera le terme de "persistance". Ceci sera l'objet de la prochaine section. Les deux suivantes sont consacrées à l'étude de la dynamique en sélection forte dans les cas $S = 1$ puis $S = 2$.

3.3.1 Notations et quelques propriétés

Dans tout ce qui suit, on supposera $m = 0$.

Nous présentons les notations et quelques propriétés qui nous seront utiles par la suite. Nous reprendrons par souci de cohérence les notations utilisées par BENAÏM [2018], BENAÏM et collab. [2015].

Notation 9. On note :

- $M = \mathcal{E} \times E = \{(X, s) / \sum_{i \in \{1 \dots S+1\}} x^i = 1, s \in E\}$ le compact dans lequel évolue le processus solution de l'équation (3.1).
- $X_t = (X_t^1, \dots, X_t^{S+1})$ et $(U_t)_{t>0} = (X_t, s_t)_{t>0}$ le processus évoluant dans M ayant pour condition initiale (x, s) ,
- $M_0 = \{(X, s) / \prod_{i \in \{1 \dots S+1\}} x^i = 0, s \in E\}$ l'ensemble d'extinction, c'est dire les valeurs de M pour lesquelles une espèce est absente,
- $M^+ = M/M_0$

L'équation vérifiée par le PDMP est la suivante :

$$\begin{cases} \frac{dX_t}{dt} = G_{s_t}(X_t) \\ \mathbb{P}(s_{t+h} = s_k | s_t = s_j) = q_{j,k}h + o(h) \end{cases} \quad (3.9)$$

avec $G_{s_t}^i(X_t) = X_t^i F_{s_t}^i(X_t)$ et $F_{s_t}^i(X_t) = \frac{s_t^i - \sum_{k=1}^S s_t^k X_t^k}{1 + \sum_{k=1}^S s_t X_t^k}$ et $q_{j,k}$ les coefficients de Q^s , le générateur du

processus de saut s_t .

On adopte ici le point de vue de [BENAÏM \[2018\]](#), c'est à dire que l'on choisit de considérer $S + 1$ équations même si en posant $X^{S+1} = 1 - \sum_{i \leq S} X^i$ la dernière s'exprime en fonction des précédentes. Ce choix permet entre autre d'être cohérent avec la définition de M_0 , qui utilise les $S + 1$ espèces. Ainsi, on peut conserver de la symétrie dans le système. De plus on fixe s^{S+1} toujours à 0.

Proposition 20.

Le générateur de U_t est $Lf(X, i) = \sum_{k=1}^S G_{s_t}^k \frac{\partial f}{\partial x^k}(X, i) + \sum_{j \in E_s} q_{i,j}(f(X, j) - f(X, i))$

Les définitions qui suivent n'ont pas forcément de lien entre elles, mais nous seront utiles pour la suite. La suivante va être indispensable pour définir la notion de persistance.

Définition 2.

Soit $(\Pi_t^u)_{t>0}$ la mesure d'occupation du processus U_t , définie pour $U_0 = (x, s)$, par

$$\Pi_T^u(B) = \frac{1}{T} \int_0^T \mathbb{1}_{\{U_t \in B\}} ds, \forall B \in \mathcal{B}(M)$$

Pour tout Borélien B de M , $\Pi_T^u(B)$ mesure la proportion du temps que passe le processus U_t dans B .

Définition 3.

On note $P_t f(u) = \mathbb{E}_u[f(U_t)]$, une mesure μ est dite invariante pour le processus U_t si

$$\int P_t f(u) d\mu = \int f(u) d\mu$$

Définition 4.

Une mesure de probabilité est dite ergodique pour un processus Markovien si elle est invariante et extrémale pour ce processus. Cela signifie qu'elle ne peut s'écrire comme une combinaison convexe non triviale d'autres mesures invariantes. On note $\mathcal{P}_{erg}(B)(M)$ l'ensemble des mesures de probabilités ergodiques, c'est à dire telles que pour tout μ dans $\mathcal{P}_{erg}(M)$, $\mu(M) = 1$.

Remarque 25. Si le processus Markovien de saut vérifie $q_{i,j} \neq 0$ pour tout $i \neq j$, alors il admet une unique mesure invariante. Elle est de la forme $\mu_s = p_1 \delta_{s_1} + \dots + p_K \delta_{s_K}$ avec les p_j dans \mathbb{R} . Ils sont exprimables en fonction des $q_{i,j}$ grâce à la formule $(p_1 \dots p_K) \times Q = 0$.

Nous définissons maintenant la notion de persistance au sens de SCHREIBER.S [2012]. Schématiquement, un processus est persistant par rapport à M_0 si on peut trouver un compact de M^+ tel que le processus passe un temps arbitrairement long dans ce compact. Ceci signifie que le processus peut visiter un voisinage de M_0 mais il n'y restera pas confiné. Une notion plus forte, la H-persistance est donné par BENAÏM [2018].

Définition 5.

L'ensemble $\{(U_t)_{t>0}, U_0 \in M^+\}$ est dit persistant par rapport à M_0 si pour tout $\epsilon > 0$ il existe un compact pour la topologie produit usuelle de $\mathbb{R}^n \times E_s$, $K_\epsilon \in M^+$ tel que pour tout x dans M^+ :

$$\mathbb{P}\left(\liminf_{t \rightarrow 0} \Pi_t^u(K_\epsilon) \geq 1 - \epsilon\right) = 1$$

Remarque 26. D'un point de vue biologique, cela signifie que toutes les espèces initialement présentes, ne s'éteindront pas sur des périodes de temps arbitrairement grandes.

Nous donnons maintenant une condition suffisante de persistance.

Définition 6.

Soit $\mu \in \mathcal{P}_{erg}(M_0)$, et $\mu_j(B) = \mu(B \times s_j)$.

Le taux d'invasion de l'espèce i par rapport à μ est défini par :

$$\lambda^i(\mu) = \sum_{1 \leq j \leq K} \int_A F_{s_j}^i(x) d\mu_j(x).$$

Théorème 11. BENAÏM [2018]

Pour $\mu \in \mathcal{P}_{erg}(M_0)$, supposons qu'il existe des réels positifs $\{c^i, 1 \leq i \leq K\}$ tels que

$$\sum_{i \leq S+1} c^i \lambda^i(\mu) > 0$$

Alors le processus solution de (3.9) est H-persistant (et donc persistant) par rapport à M_0 .

3.3.2 Deux espèces et deux environnements.

La finalité de cette partie va être de trouver des conditions sur les paramètres de sélection et de saut pour qu'il y ait persistance des deux espèces.

Contexte

Hypothèses 2. Dans cette partie on supposera :

- $S = 1$ et $m = 0$.
- $E = \{(s_1, 0), (s_2, 0)\}$, c'est à dire que l'on ne considère que deux environnements.
- $q_{1,2} > 0$ et $q_{2,1} > 0$, alors $(s_t)_{t>0}$ a une unique mesure invariante $\mu_s = p_1 \delta_{s_1} + p_2 \delta_{s_2}$, où $p_1 = \frac{q_{2,1}}{q_{1,2} + q_{2,1}}$ et $p_2 = \frac{q_{1,2}}{q_{1,2} + q_{2,1}}$.

Remarque 27. Il est possible de considérer plus de valeurs pour les fitness, le raisonnement suivant s'adapte facilement à un nombre plus grand d'environnements. On se contente, ici, de deux environnements pour alléger les notations.

On rappelle l'équation du PDMP, on notera X_t à la place de X_t^1 pour simplifier les notations :

$$\begin{cases} \frac{dX_t}{dt} = X_t \frac{s_t - s_t X_t}{1 + s_t X_t} \end{cases} \quad (3.10)$$

On notera encore $M = \{(x, y) / x + y = 1\} \times E$ et $M_0 = \{(0, 1), (1, 0)\} \times E$.

Remarque 28. Les mesures ergodiques de M_0 sont faciles à obtenir ici : $\mathcal{P}_{erg}(M_0) = \{\mu_2 = \delta_{0,1} \times \mu_s, \mu_1 = \delta_{1,0} \times \mu_s\}$.

Comportement en temps long du PDMP.

Intuitivement, le fait qu'il y ait persistance dépend des valeurs de s_1 et s_2 , et des coefficients de Q^s .

Comme exemple, prenons le cas simple où s_1 et s_2 sont strictement positifs. Alors X_t^1 est toujours strictement croissante au cours du temps et converge vers 1. Il n'y a donc pas persistance.

La propriété suivante donne des conditions nécessaires et suffisantes pour obtenir de la persistance.

Notation 10. Considérons

$$\Lambda_0 = p_1 s_1 + p_2 s_2 \quad \text{and} \quad \Lambda_1 = - \left(p_1 \frac{s_1}{1+s_1} + p_2 \frac{s_2}{1+s_2} \right).$$

Ces quantités correspondent au taux de croissance moyen de X aux points 0 et 1, respectivement.

Proposition 21. 4 situations sont envisageables :

1. Si $\Lambda_0 < 0$, alors $\Lambda_1 > 0$, et, pour tout $x \in]0, 1[$ et $i \in E_s$,

$$\mathbb{P}_{x,i} \left(\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log(X_t) \leq \Lambda_0 \right) = 1.$$

En particulier, l'espèce 1 va s'éteindre à vitesse exponentielle.

2. Si $\Lambda_1 < 0$, alors $\Lambda_0 > 0$, et, pour tout $x \in]0, 1[$ et $i \in E_s$,

$$\mathbb{P}_{x,i} \left(\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log(1 - X_t) \leq \Lambda_1 \right) = 1.$$

En particulier, l'espèce 2 va s'éteindre à vitesse exponentielle.

3. Si $\Lambda_0 > 0$ et $\Lambda_1 > 0$, alors il existe une unique mesure invariante π telle que $\pi(\{0\} \times E_s) = \pi(\{1\} \times E) = 0$. De plus, π est absolument continue par rapport à la mesure de Lebesgue sur $[0, 1] \times E$. Sa densité est calculable et il existe $C, \theta, \gamma > 0$ tels que, pour tout $(x, i) \in (0, 1) \times E$ et tout $t \geq 0$,

$$\|\mathbb{P}_{x,i}(X_t \in \cdot) - \pi\|_{TV} \leq C(\|x\|^{-\theta} + \|1-x\|^{-\theta})e^{-\gamma t}.$$

En particulier, les deux espèces persistent.

4. Si $\Lambda_0 = 0$ ou $\Lambda_1 = 0$, les seules mesures invariantes du processus (X, s) sont μ_1 et μ_2 . Et le processus n'est pas persistant.

Démonstration. La preuve se situe en partie 4.3. □

Remarque 29.

- Cette propriété se généralise à un nombre plus grand d'environnements.
- Si pour les mêmes valeurs de paramètres, on considère la seconde espèce comme référence (au niveau des fitness), $1 - X$, sa fitness deviendra $-\frac{s}{s+1}$. Alors, la condition de persistance précédente peut être interprétée comme "en moyenne les paramètres de sélection de chaque espèce doivent être positifs".
- On retrouve la condition de persistance nécessaire déjà évoquée à savoir, s_1 et s_2 doivent être de signes opposés.
- On peut multiplier la matrice Q par un nombre non nul la condition précédente de persistance est inchangée. Elle ne dépend donc pas du taux de sauts.
- Dans le cas où $\Lambda_0 = 0$ ou $\Lambda_1 = 0$, il faut étudier le processus au cas par cas pour déterminer quelle espèce va envahir la communauté.

Ce lemme donne la densité de la mesure invariante.

Lemme 10. Supposons que le processus est persistant alors Π est absolument continue pour la mesure de Lebesgue sur $(0, 1) \times E_s$. De plus, en notant h_1 et h_2 les densités de $\Pi(\cdot, 0)$ et $\Pi(\cdot, 1)$, respectivement. On a pour tout $x \in (0, 1)$,

$$h_i(x) = \frac{H(x)}{|f^i(x)|},$$

où

$$H(x) = C(1-x)^{\beta\Lambda_1} x^{\alpha\Lambda_0},$$

avec $\alpha = \frac{q_1+q_2}{|s_1s_2|}$, $\beta = \alpha(1+s_1)(1+s_2)$ et C une constante positive telle que $\int_0^1 (h_1+h_2) = 1$. En particulier si $\Lambda_0 = 0$ ou $\Lambda_1 = 0$, le processus ne peut admettre de mesure invariante.

Exemple 1. Supposons que $p_1 = p_2$, i.e les probabilités de transition d'un état vers l'autre sont les mêmes. Alors, simplifions les conditions $\Lambda_0 > 0$ ou $\Lambda_1 > 0$ pour obtenir

$$\begin{cases} s_2 < \frac{-s_1}{1+2s_1} \\ s_2 > -s_1 \end{cases}$$

Remarquons que si s_1 est inférieur à -0.5 la première condition est automatiquement vérifiée.

Prenons le cas particulier où $s_1 = 1$. Les conditions de persistance s'écrivent donc $s_2 < \frac{-1}{3}$.

Pour illustrer ce résultat, nous avons tracé une trajectoire du processus et son comportement moyen pour deux valeurs de s_2 proches de $\frac{-1}{3}$.



FIGURE 3.4 – Espérance de X_t calculée dans chacun des deux environnements, (moyenne calculée par Monte-Carlo avec 500 trajectoires)

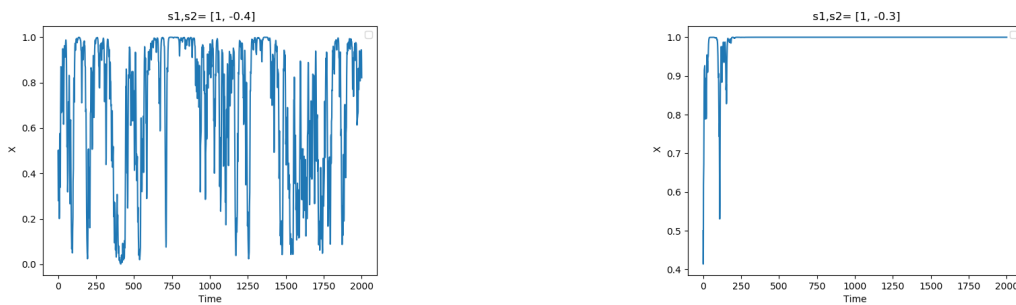


FIGURE 3.5 – Une trajectoire de X_t dans chacun des deux environnements.

Remarque 30. Pour $s_2 = -0.4$, le processus semble être persistant, (cf figure 3.5), il revient toujours visiter une zone éloignée de l'ensemble d'extinction. Alors que pour $s = -0.3$, il semble converger vers M_0 .

Une fois le comportement du processus compris pour deux espèces, on peut se concentrer sur une étude plus générale. Certaines propriétés vont être généralisables à un nombre quelconque d'espèces et d'environnements.

3.3.3 Propriétés générales

Dans cette partie nous allons décrire le comportement du processus dans certains environnements particuliers. On conservera les notations de la partie 3.3.1.

On supposera de plus que la chaîne de Markov $(s_t)_{t \geq 0}$ est irréductible sur E . Elle admet donc une unique mesure invariante sur E , $\mu = p_1 \delta_{s_1} + \dots + p_K \delta_{s_K}$.

La même espèce est toujours la plus avantagée

Le premiers cas que nous présentons ici est celui où la même espèce est toujours la plus favorisée. Conformément à l'intuition, nous montrons que cette espèce envahit la communauté à vitesse exponentielle.

Théorème 12. *Supposons que pour tout $j \in \{1, \dots, K\}$ et $i \in \{2, \dots, S+1\}$, on est dans la situation où $s_j^1 > s_j^k$, et posons*

$$\Lambda = \min_{2 \leq i \leq S+1} \sum_{j=1}^K p_j \frac{s_j^1 - s_j^i}{1 + s_j^1} > 0.$$

Alors, pour tout $x \in M$ avec $x^1 > 0$ et pour tout $s \in E$, on a

$$\mathbb{P}_{x,s} \left(\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log \|X_t - e_1\| \leq -\Lambda \right) = 1.$$

Remarque 31. Ce théorème fait écho à celui déjà énoncé dans le cas déterministe (théorème 10). Il le complète en donnant une vitesse de convergence.

Quand une espèce est toujours la meilleure, elle envahit la communauté. Un résultat plus général serait qu'une espèce défavorisée dans chaque environnement par rapport à une même espèce s'éteint.

Une espèce est toujours défavorisée par rapport à une autre.

Sans perdre de généralité, supposons que l'espèce 1 est toujours défavorisée par rapport à la $S+1$ ème. Cela se traduit par le fait que dans chaque environnement ces paramètres de sélection sont négatifs, i.e $s_i^1 < 0$ quelque soit i .

On supposera de plus qu'à l'état initial l'espèce $S+1$ est présente, i.e $x^{S+1} > 0$.

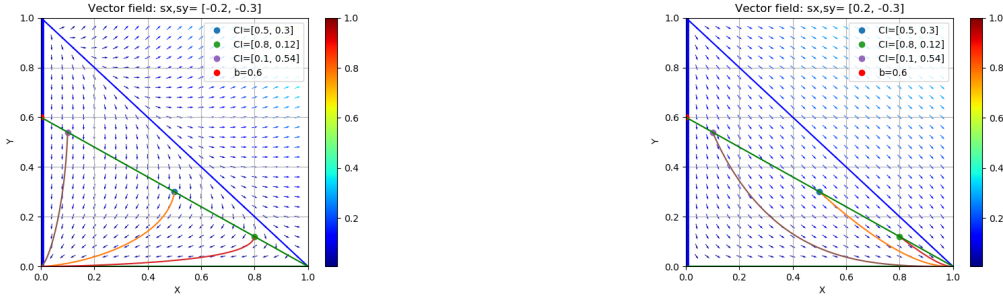
On va donc prouver que dans cette situation l'espèce 1 va disparaître. Comme l'illustre la figure 3.6, le champs est toujours entrant dans l'ensemble $E_b = \{(x^1, \dots, x^S) \in \mathcal{E} : x_1 < b(1 - \sum_{k=2}^S x^k)\}$, pour tout $b \in]0, 1[$. Donc si le processus entre dans E_b , il ne peut s'en échapper.

Considérons l'hyperplan de la forme $\Delta_b : \{(x^1, \dots, x^S) \in \mathcal{E} : x_1 = b(1 - \sum_{k=2}^S x^k)\}$ for b in $]0, 1[$. Il s'agit de l'hyperplan passant par les points be_1, e_2, \dots, e_S , où e_i est le i^{th} vecteur de la base canonique, et E_b l'ensemble sous Δ_b . La prochaine proposition nous assure que, pour chaque environnement, le champ est rentrant dans E_b .

Proposition 22. *Supposons que pour tout $i \in 1, \dots, S$, $s_i^1 < 0$, alors pour tout b dans $]0, 1[$, E_b est une zone piège dans le futur pour le processus X_t .*

Démonstration. La démonstration se trouve en 4.3 □

Corollaire 7. *Supposons $s_i^1 < 0$ pour tout i . Alors le processus X_t , ayant pour condition initiale (x^1, \dots, x^{S+1}) telle que $1 - \sum_{k=1}^S x^k > 0$, vérifie $\lim_{t \rightarrow \infty} X_t^1 = 0$. Et l'espèce 1 s'éteint.*


 FIGURE 3.6 – Une trajectoire de X_t dans chacun des deux environnements.

Démonstration. Deux comportements vont être à distinguer ici :

- soit le processus atteint en temps fini les ensembles \mathbb{E}_b , $\forall b$ et dans ce cas X_t^1 converge vers 0, mais il peut y avoir coexistence des autres espèces (cf figure 3.9).
- soit il converge tangentiellement à un Δ_b et dans ce cas une espèce envahit la communauté.

Les détails de la preuve sont en 4.3 □

Remarque 32. Le résultat du théorème 12 est en fait un corollaire du corollaire 7, car si une espèce est toujours la plus favorisée alors les autres espèces sont toujours défavorisées par rapport à celle-ci, elles vont donc s'éteindre. Cependant le théorème 12 donne une vitesse d'invasion.

Dans cette partie, nous donnons des conditions suffisantes pour qu'une espèce ait une probabilité d'invasion non nulle. De plus, nous montrons que dans le cas où une espèce a une probabilité strictement positive d'envahir la communauté, alors aucune des autres espèces ne peut envahir la communauté. Pour $i_0 \in \{1, \dots, S+1\}$, on pose

$$\Lambda_{i_0} = \max_{i \neq i_0} \sum_{j=1}^K p_j \frac{s_j^i - s_j^{i_0}}{1 + s_j^{i_0}}$$

Théorème 13. *Supposons que pour $i_0 \in \{1, \dots, S+1\}$, $\Lambda_{i_0} < 0$. Alors, pour tout $\alpha \in (\Lambda, 0)$, il existe $\eta > 0$ et un voisinage U de e_{i_0} tel que, pour tout $x \in U$ et tout $s \in E_s$,*

$$\mathbb{P}_{(x,s)} \left(\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log \|X_t - e_{i_0}\| \leq \alpha \right) \geq \eta.$$

De plus, pour tout $i \neq i_0$, on a $\Lambda_i > 0$, et il existe $b > 1$, $\varepsilon > 0$, θ et $c > 0$ tels que, pour tout $x \in \mathcal{E} \setminus \mathcal{E}_0$, $s \in E$ et $i \neq i_0$,

$$\mathbb{E}_{(x,s)} (e^{b\tau_i^\varepsilon}) \leq c(1 + \|x - e_i\|^{-\theta}),$$

où

$$\tau_i^\varepsilon = \inf\{t \geq 0 : \|X_t - e_i\| \geq \varepsilon\}.$$

Ce théorème stipule que quand $\Lambda_{i_0} < 0$, l'espèce i_0 a une probabilité positive d'envahir la communauté, alors que si $\Lambda_{i_0} > 0$, l'espèce i_0 ne peut coloniser toute la communauté. Par ailleurs, au plus une espèce peut vérifier la condition $\Lambda_{i_0} < 0$.

Remarque 33. Dans cette section aucun théorème ne traite de la persistance. Avec les outils dont nous disposons actuellement, nous ne pouvons énoncer des résultats généraux de persistance. En effet, on obtient des conditions explicites de persistance grâce au théorème 11. Ce dernier nécessite de connaître la forme explicite des mesures ergodiques sur M_0 , qui est de dimension $S-1$. Or, si ces dernières sont calculables en dimension une, elles deviennent "moins faciles" à obtenir en dimension plus grande.

On va s'intéresser maintenant au cas de trois espèces. Les théorèmes utilisés précédemment vont être utilisés dans cette partie pour comprendre le comportement en temps long du processus.

3.3.4 Le cas de trois espèces et deux environnements

On choisit ici de traiter le cas de deux environnements. Le but de cette partie étant de montrer que dans tous les environnements possibles on ne peut obtenir de la persistance. On donnera ensuite un exemple de persistance pour trois espèces et trois environnements.

Comme on l'a vu en partie 3.2.2, l'espace d'extinction M_0 correspond ici aux bords du triangle défini par les sommets $(0, 0)$, $(1, 0)$, $(0, 1)$. Ainsi la compréhension du comportement en temps long nécessitera la connaissance des mesures invariantes du processus sur M_0 . Et notamment son comportement sur chacune des arêtes du triangle, ce qui revient à étudier le processus avec seulement deux espèces. Autrement dit l'étude avec deux espèces est nécessaire pour obtenir des résultats avec 3 espèces.

Introduction

Pour plus de clarté on reprendra les notations X, Y, Z à la place de X^1, X^2, X^3 . On notera de plus s_k et r_k les avantages sélectifs en environnement $k \in \{1, 2\}$ des espèces X et Y , respectivement. On a donc $E = \{\mathbf{s}_1 = (s_1, r_1, 0), \mathbf{s}_2 = (s_2, r_2, 0)\}$ et on exclut le cas trivial où $\mathbf{s}_1 \neq \mathbf{s}_2$.

Les équations gérant la dynamique sont les suivantes :

$$\begin{cases} \frac{dX_t}{dt} = X_t \frac{s_t - s_t X_t - r_t Y_t}{1 + s_t X_t + r_t Y_t} \\ \frac{dY_t}{dt} = Y_t \frac{r_t - s_t X_t - r_t Y_t}{1 + s_t X_t + r_t Y_t} \end{cases} \quad (3.11)$$

On a encore les notations suivantes :

- $\mu_s = p_1 \delta_{\mathbf{s}_1} + p_2 \delta_{\mathbf{s}_2}$
- $\mathcal{E} = \{(x, y), x \in [0, 1], 0 \leq y \leq 1 - x\}$ et $\mathcal{E}_0 = \{(x, y) \in \mathcal{E} : xy(1 - x - y) = 0\}$
- $M = \mathcal{E} \times E$ and $M_0 = \mathcal{E}_0 \times E$.
- $\mathcal{E}_0^i = \{X = (x, y, z) / X.e_i = 0\}$ l'ensemble de \mathcal{E}_0 correspondant à l'extinction de l'espèce i .

Il est plus délicat dans ce cas-ci de définir les mesures ergodiques sur M_0 , en effet le nombre de mesures dépend de l'environnement. Il y a toujours $\mu_3 = \delta_{(0,0)} \otimes \mu_s$, $\mu_2 = \delta_{(0,1)} \otimes \mu_s$ and $\mu_1 = \delta_{(1,0)} \otimes \mu_s$, les Dirac en chaque sommet. Mais sur chaque arête du triangle il peut y avoir d'autres mesures ergodiques. Elles correspondent au cas où les espèces présentes sur cette arête persistent. On les note ν_i , pour $i \in \{1, 2, 3\}$. i correspond à l'espèce qui a disparu sur le support de la mesure ν_i , ou encore au numéro de l'arête qui contient le support de cette mesure (cf :figure 3.7).

La propriété suivante donne plus de précisions à ce sujet :

Proposition 23.

Soient :

$$\begin{aligned} \Lambda_0^1 &= p_1 r_1 + p_2 r_2, & \Lambda_1^1 &= -p_1 \frac{r_1}{1 + r_1} - p_2 \frac{r_2}{1 + r_2} \\ \Lambda_0^2 &= p_1 s_1 + p_2 s_2, & \Lambda_1^2 &= -p_1 \frac{s_1}{1 + s_1} - p_2 \frac{s_2}{1 + s_2} \\ \Lambda_0^3 &= p_1 \frac{r_1 - s_1}{1 + s_1} + p_2 \frac{r_2 - s_2}{1 + s_2}, & \Lambda_1^3 &= p_1 \frac{s_1 - r_1}{1 + r_1} + p_2 \frac{s_2 - r_2}{1 + r_2} \end{aligned}$$

Alors le processus admet une mesure ergodique, ν_i sur $\mathring{\mathcal{E}}_0^i \times E$ si et seulement si $\Lambda_0^i > 0$ et $\Lambda_1^i > 0$. De plus, cette mesure est unique et admet une densité explicite.

Démonstration. Il s'agit d'un corollaire de la proposition 21. □

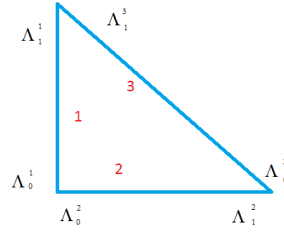


FIGURE 3.7 – Comportement du processus au voisinage de chaque sommet.

Remarque 34. Comme dans le cas déterministe, le comportement au voisinage d'un sommet, sur une arête, est déterminé par les valeurs de la jacobienne du champs en ces points. Les quantités Λ_k^i , $k \in \{0, 1\}$, $j \in \{1, 2, 3\}$ correspondent à une "moyenné" de la valeur de la jacobienne du champs par rapport à la mesure μ_s . En l'occurrence, le signe de Λ_0^i et Λ_1^i déterminera le comportement du processus sur la face i sur un voisinage de l'extinction, respectivement de l'invasion pour l'espèce i .

Par rapport au théorème 11 et à la proposition 24, il est important de connaître les taux d'invasion pour montrer qu'il y a persistance ou non. Plus de détails se trouvent en partie 4.3. Nous donnons maintenant la valeur des taux d'invasion (6) pour chacune des mesures ergodiques :

| | μ_1 | μ_2 | μ_3 | v_1 | v_2 | v_3 |
|---|---------------|---------------|---------------|--|--|---|
| 1 | 0 | Λ_1^3 | Λ_0^2 | $C_1(\frac{s_1}{ r_1 } + \frac{s_2}{ r_2 })$ | 0 | 0 |
| 2 | Λ_0^3 | 0 | Λ_0^1 | 0 | $C_2(\frac{r_1}{ s_1 } + \frac{r_2}{ s_2 })$ | 0 |
| 3 | Λ_1^2 | Λ_1^1 | 0 | 0 | 0 | $C^3(-\frac{r_1}{ s_1-r_1 } - \frac{r_2}{ s_2-r_2 })$ |

TABLEAU 3.1 – Taux d'invasion

Le tableau se lit de la façon suivante, par exemple sur la première colonne, $\lambda_1(\mu_1) = 0$, $\lambda_2(\mu_1) = \Lambda_0^3$ etc...

Ces informations vont être essentielles pour comprendre le comportement en temps long du PDMP. Avant cela, nous avons choisi de regrouper les environnements en fonction de l'ordre des avantages sélectifs dans chacun d'eux :

- Commençons par les cas où une espèce, par exemple Y, est toujours défavorisée par rapport à une même autre espèce. Par le corollaire 7, cette espèce est vouée à s'éteindre. Ces cas correspondent, quitte à réordonner les espèces aux environnements suivants :

$$\left\{ \begin{array}{l} s_1 > 0 > r_1 \\ 0 > r_2 > s_2 \end{array} \right\} \text{ or } \left\{ \begin{array}{l} s_1 > 0 > r_1 \\ 0 > s_2 > r_2 \end{array} \right\} \text{ or } \left\{ \begin{array}{l} s_1 > 0 > r_1 \\ s_2 > 0 > r_2 \end{array} \right\} \text{ or } \left\{ \begin{array}{l} s_1 > 0 > r_1 \\ s_2 > r_2 > 0 \end{array} \right\}$$

Dans tous ces cas, l'espèce Y va disparaître. Il y a alors plusieurs cas envisageables pour le comportement en temps long des deux autres espèces. Cela dépend maintenant du comportement du processus sur l'axe $\{y = 0\}$. Si on est dans la situation 1 ou 2 de la proposition 21, alors une des deux espèces envahira la communauté. En revanche, si on est dans la situation 3 de la proposition 21, il y aura persistance des deux autres espèces (cf : Figure 3.8 et 3.9).

- Maintenant, quitte à réorganiser si nécessaire l'ordre des espèces, nous sommes dans la situation suivante :

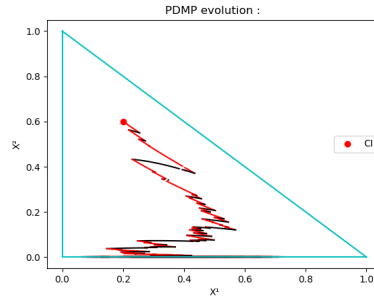


FIGURE 3.8 – Une réalisation du PDMP pour laquelle l’espèce Y s’éteint et les deux autres cohabitent. Les environnements sont $s_1 = [0.4, -0.1]$ et $s_2 = [-0.3, -0.2]$.

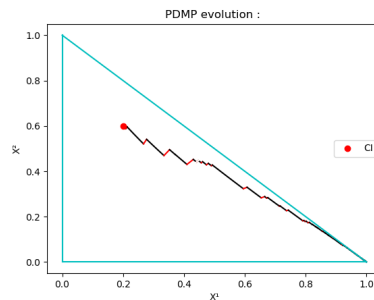


FIGURE 3.9 – Une réalisation du PDMP pour laquelle les espèces Y et Z s’éteignent. Les environnements sont $[0.4, 0, 2]$ et $[0.1, -0.2]$.

$$\begin{cases} s_1 > 0 > r_1 \\ r_2 > 0 > s_2 \end{cases} \quad (3.12)$$

Dans cette situation, les espèces X et Y sont alternativement avantagées puis désavantagées par l’environnement. L’espèce Z reste neutre au cours du temps. Nous allons maintenant voir que sous cet ordre de fitness plusieurs comportements sont possibles. En fonction de la valeur des paramètres, on peut aboutir en temps long à différentes situations : invasion par une espèce, disparition d’une seule. Mais dans aucune situation il ne pourra y avoir persistance de toutes les espèces.

L’espèce neutre envahit la communauté

Le but de cette partie est de donner des conditions suffisantes pour qu’une espèce envahisse la communauté dans le cas de figure (3.12). On imagine bien que si l’espèce X par exemple, (le rôle de X et Y est symétrique), admet un avantage sélectif très fort dans un premier temps, et peu faible dans un second, elle va envahir la communauté. Mais qu’en est il de l’espèce sans avantage sélectif? Peut elle profiter de la compétition des deux autres espèces pour envahir le milieu?

Les figures suivantes donnent une idée des deux champs de vecteurs correspondant à chaque environnement :

Le théorème suivant donne des conditions pour que l’espèce neutre envahisse la communauté. Il s’agit en fait d’une application du théorème 13. On obtient ainsi une vitesse d’invasion de la communauté par cette espèce.

Ces conditions peuvent être généralisables aux deux autres espèces.

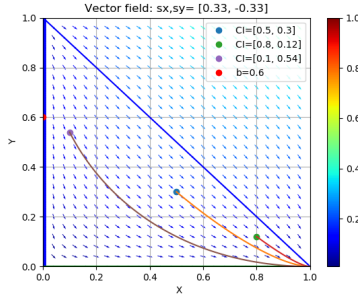


FIGURE 3.10 – Champs de vecteurs pour l’environnement $[\frac{1}{3}, \frac{1}{3}]$.

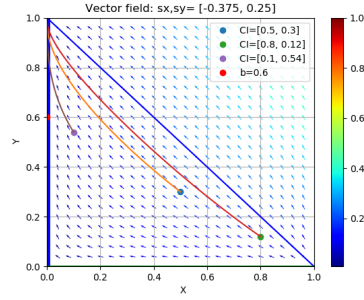


FIGURE 3.11 – Champs de vecteurs pour l’environnement $[-\frac{3}{8}, 0.25]$.

Théorème 14. *Supposons que $\Lambda_0^1 < 0$ et $\Lambda_0^2 < 0$. Et posons*

$$\Lambda = \max(\Lambda_0^1, \Lambda_0^2) < 0$$

Alors, pour tout $(x, y) \in E \setminus E_0^3$, et tout $\mathbf{s} \in E_s$,

$$\mathbb{P}_{(x,y,\mathbf{s})} \left(\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log \|(X_t, Y_t)\| \leq \Lambda \right) = 1.$$

Nous donnons un exemple pour illustrer ce résultat.

Exemple 2. Soient $s_1 = 1/3$, $r_1 = -1/3$, $s_2 = -3/8$ et $r_2 = 1/4$. Choisissons $q_1 = q_2$, c’est à dire que les taux de sauts d’un état vers l’autre sont les mêmes. On a donc $p_1 = p_2 = \frac{1}{2}$. Alors

$$\Lambda_0^1 = -\frac{1}{24}; \quad \Lambda_0^2 = -\frac{1}{48}; \quad \Lambda_0^3 = -\frac{1}{5},$$

Ainsi la conclusion du théorème 14 est valide donc l’espèce neutre peut profiter de la compétition des autres espèces pour envahir la communauté. Des illustrations de ce résultat sont données en figure 3.12.

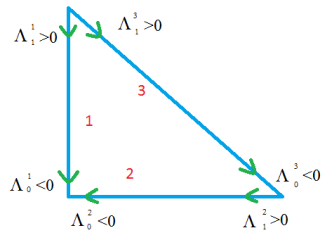


FIGURE 3.12 – Comportement du processus au voisinage de chaque sommet.

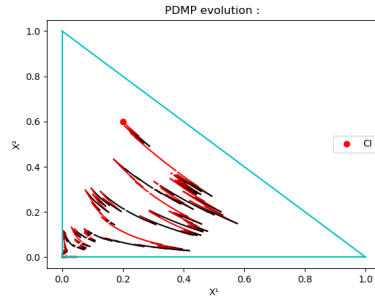


FIGURE 3.13 – L’espèce neutre envahie la communauté. Valeurs des environnements : $[0.33, -0.33]$ et $[-3/8, 0.25]$

Puisque l’espèce, jamais favorisée, peut profiter de la compétition des deux autres pour envahir la communauté, on pourrait penser que ces trois espèces peuvent cohabiter. La section suivante nous affirme que ceci est impossible. Dans toutes les situations possibles au moins une espèce va disparaître.

Absence de persistance.

Pour montrer l’absence de persistance, nous allons montrer que pour chaque valeur des paramètres de sélection, au moins une espèce disparaît. Nous savons déjà que la seule configuration

possible nous permettant éventuellement d'avoir persistance est celle décrite en 3.12.

La propriété suivante nous donne un critère de non persistance et stipule que si une mesure ergodique de M_0 , v_i , $i \in \{1, 2, 3\}$ à un taux d'invasion négatif, alors il existe des conditions initiales pour lesquelles la mesure invariante du système va converger vers cette mesure ergodique. Il n'y aura donc pas persistance puisque son support est dans M_0 .

Les démonstrations des propriétés suivantes sont en partie 4.3.

Proposition 24.

Supposons que pour une espèce i , v_i existe et vérifie $\lambda_i(v_i) < 0$ alors $\forall (x, y, s) \in M/M_0^i$

$$\mathbb{P}_{(x,y,s)} \left(\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log \|X_t^i\| \leq \lambda_i(v_i) \right) = 1.$$

En particulier, l'espèce i va s'éteindre et il ne peut y avoir persistance.

Nous montrons maintenant que dans tous les cas au moins une mesure ergodique à un taux d'invasion négatif. Nous allons distinguer plusieurs cas selon le nombre de mesures ergodiques v_i , $i \in \{1, 2, 3\}$:

La première propriété nous assure qu'il existe au moins une mesure ergodique sur une face :

Proposition 25. Supposons que tous les sommets des triangles soient répulsifs, i.e pour chaque $i \in \{1, 2, 3\}$, $\sum_{j=1}^3 \lambda_j(\mu_i) > 0$, alors il existe une mesure invariante sur une arête du triangle.

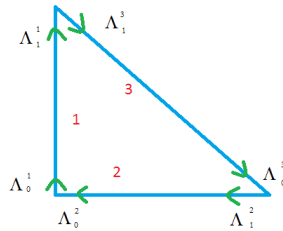


FIGURE 3.14 – Comportement du processus dans la situation précédente

Ensuite on traite le cas où il n'y a qu'une seule mesure invariante :

Proposition 26. Supposons qu'il existe une unique mesure invariante sur une des face du triangle, la $i^{\text{ème}}$ par exemple, alors $\lambda_i(v_i) < 0$.

Si maintenant il y a plusieurs mesures invariantes, alors la propriété suivante nous dit que le seul cas où il peut ne pas y avoir de taux d'invasion négatif est le cas où il existe uniquement deux mesures ergodiques sur les faces 1 et 2 et aucune sur la face trois :

Proposition 27. On a les équivalences suivantes :

$$\lambda_1(v_1) < 0 \Leftrightarrow \lambda_2(v_2) < 0 \Leftrightarrow \lambda_3(v_3) > 0 \Leftrightarrow s_1 r_2 < s_2 r_1$$

Cependant la propriété suivante nous affirme que ce cas est impossible :

Proposition 28. Si il existe deux mesures ergodiques sur les arêtes 1 et 2, alors nécessairement il en existe une sur l'arête 3 et $\lambda_3(v_3) < 0$.

Dans ce cas, on est dans la situation de la figure 3.15.

Ainsi il ne peut y avoir persistance dans le cas de trois espèces et deux environnements. Nous allons maintenant montrer que si on considère trois environnements et 3 espèces alors on peut trouver des configurations pour lesquelles il y a persistance.

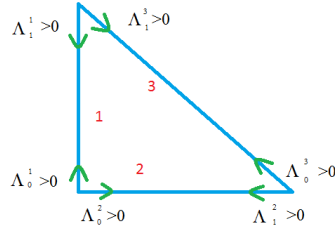


FIGURE 3.15 – Une unique mesure invariante.

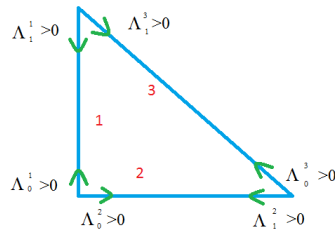


FIGURE 3.16 – Trois mesures invariantes.

3.3.5 Persistance des trois espèces.

Nous nous intéressons maintenant au cas de la persistance des trois espèces. Nous cherchons des conditions suffisantes sur les paramètres de sélection pour obtenir cohabitation des trois espèces en temps long.

On peut raisonner de la même façon qu’au par-avant.

Dans un premier temps, on calcule les taux de croissances moyens de X_t en chaque sommet :

$$\begin{aligned} \Lambda_0^1 &= p_1 r_1 + p_2 r_2 + p_3 r_3, & \Lambda_1^1 &= -p_1 \frac{r_1}{1+r_1} - p_2 \frac{r_2}{1+r_2} - p_3 \frac{r_3}{1+r_3} \\ \Lambda_0^2 &= p_1 s_1 + p_2 s_2 + p_3 s_3, & \Lambda_1^2 &= -p_1 \frac{s_1}{1+s_1} - p_2 \frac{s_2}{1+s_2} - p_3 \frac{s_3}{1+s_3} \\ \Lambda_0^3 &= p_1 \frac{r_1 - s_1}{1+s_1} + p_2 \frac{r_2 - s_2}{1+s_2} + p_3 \frac{r_3 - s_3}{1+s_3}, \\ \Lambda_1^3 &= p_1 \frac{s_1 - r_1}{1+r_1} + p_2 \frac{s_2 - r_2}{1+r_2} + p_3 \frac{s_3 - r_3}{1+r_3}. \end{aligned}$$

Le premier contexte dans lequel on pourrait espérer se placer pour montrer la persistance est celui de la figure 3.12. Malheureusement comme dans le cas de 3 environnements cette situation est impossible. Si on suppose que tous les sommets sont répulsifs, il existe nécessairement une mesure ergodique non triviale ν_i .

Alors pour prouver la persistance avec le théorème 11, il est nécessaire de pouvoir calculer les taux d’invasions $\lambda_1(\nu_i)$ pour d’éventuelles mesures invariantes ν_i . Il faut donc obtenir une expression de la densité de la loi du processus en une dimension. Pour cela on peut reprendre le même raisonnement qu’en 10, montrer que la mesure ergodique Π admet une densité. On définit encore h_i la densité de $\Pi(\cdot, i)$ pour $i \in \{1, 2, 3\}$. Alors $h_i, i \in \{1, 2, 3\}$ est \mathcal{C}^∞ et vérifie l’équation de Fokker-Planck :

$$\begin{cases} -h_1(q_{1,2} + q_{1,3}) + q_{2,1}h_2 + q_{3,1}h_3 & = -(g_1 h_1)' \\ -h_2(q_{2,1} + q_{2,3}) + q_{1,2}h_1 + q_{3,2}h_3 & = (g_2 h_2)' \\ -h_3(q_{3,2} + q_{3,1}) + q_{1,3}h_1 + q_{2,3}h_2 & = (g_3 h_3)' \end{cases} \quad (3.13)$$

Malheureusement cette équation n'est pas évidente à résoudre contrairement au cas de deux environnements. Il sera alors compliqué d'obtenir une formule explicite pour les taux d'invasion $\lambda_i(v_i)$.

Nous ne donnerons donc pas de conditions générales sur les paramètres environnementaux pour obtenir de la persistance. Nous nous contenterons par la suite d'exhiber deux cas particuliers d'environnements pour lesquels on obtient de la persistance.

Exemple 3.

Dans cet exemple on suppose $q_{i,j} = q_{k,l}, \forall i, j, k, l \in \{1, 2, 3\}$, et $\mathbf{s}_1 = [1, \frac{1}{2}]$, $\mathbf{s}_2 = [\frac{-1}{4}, \frac{-1}{2}]$, $\mathbf{s}_3 = [\frac{-1}{3}, \frac{1}{3}]$.

Avec ces valeurs on trouve :

$$\Lambda_0^1 = \frac{1}{6}, \quad \Lambda_1^1 = \frac{5}{36}, \quad \Lambda_0^2 = \frac{5}{36}, \quad \Lambda_1^2 = \frac{1}{6}, \quad \Lambda_0^3 = \frac{5}{36}, \quad \Lambda_1^3 = \frac{1}{6}.$$

Il y a donc 3 mesures ergodiques $v_i, i \in \{1, 2, 3\}$, (cf figure 3.15).

A l'aide du théorème ergodique, nous allons pour chacune de ces mesures pouvoir calculer numériquement les taux d'invasion $\lambda_i(v_i)$. Plus de détails se trouvent en partie 4.3. Nous trouvons néanmoins $\lambda_1(v_1) = 0.0191$, $\lambda_2(v_2) = 0.0594$, $\lambda_3(v_3) = 0.090$. C'est à dire que tous les taux d'invasions sont positifs non seulement pour les mesures ergodiques associées aux dirac sur les sommets, mais aussi pour les trois autres mesures ergodiques $v_i, i \in \{1, 2, 3\}$, on conclut donc qu'il y a persistance dans cette situation.

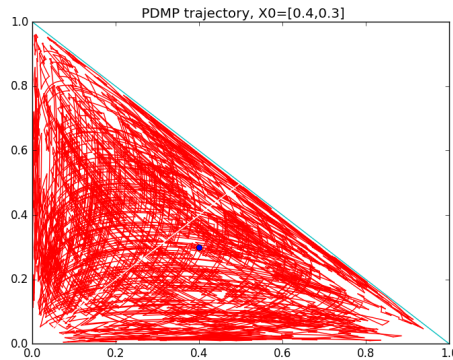


FIGURE 3.17 – Trajectoire du PDMP où toutes les espèces persistent, $T=1000$, les fitness sont celles de l'exemple précédent.

Remarque 35. Un exemple de persistance dans le cas où une espèce n'est jamais la plus favorisée est donnée en partie 4.3.

La propriété suivante donne des informations sur le support de la mesure invariante du pdmp.

Proposition 29. *Supposons que $\mathbf{s}_1, \mathbf{s}_2, \mathbf{s}_3$ vérifient*

$$\begin{cases} s_1 > 0 > r_1 \\ r_2 > s_2 > 0 \\ 0 > r_3 > s_3 \end{cases} \quad (3.14)$$

ou

$$\begin{cases} s_1 > r_1 > 0 \\ r_2 > 0 > s_2 \\ 0 > s_3 > r_3 \end{cases} \quad (3.15)$$

Alors si le processus est persistant :

1. La mesure stationnaire Π vérifiant $\Pi(M_+) = 1$ est unique et absolument continue par rapport à la mesure de Lebesgue;
2. Π est de support plein;
3. Si de plus $\alpha := s_2 r_3 - r_2 s_3 + s_3 r_1 - s_1 r_3 + s_1 r_2 - s_2 r_1 \neq 0$, alors, il existe $C, \theta, \gamma > 0$ tels que, pour tout $(x, y, s) \in M_+$ et tout $t \geq 0$,

$$\|\mathbb{P}_{(x,y,s)}(U_t \in \cdot) - \Pi\|_{TV} \leq C \left(\frac{1}{x^\theta} + \frac{1}{y^\theta} + \frac{1}{(1-x-y)^\theta} \right) e^{-\gamma t}.$$

3.4 Conclusion et perspectives

Nous avons montré dans ce chapitre, qu'en sélection forte, le processus de Moran décrit en 1.4 peut être approché par le PDMP vérifiant l'équation 3.1. On a pu donner un ordre de grandeur de l'erreur commise lors de cette approximation.

Ensuite nous avons étudié le processus défini en 3.1 dans le cas de deux espèces. Dans ce cas particulier, l'étude est complète, on sait déterminer le comportement en temps long du PDMP pour n'importe quel environnement.

Du cas de deux espèces nous sommes passé au cas à trois espèces et deux environnements. Là encore nous sommes capable de caractériser le comportement du processus en temps long pour diverses environnements. En particulier nous montrons que nécessairement une espèce va disparaître. Et donc qu'il ne peut y avoir persistance.

Pour espérer obtenir un phénomène de persistance, il faut s'intéresser au cas de trois environnements et trois espèces.

Nous sommes dans cette situation incapables pour l'instant de donner des conditions suffisantes de persistance. Néanmoins nous avons pu exhiber des cas particuliers pour lesquels les espèces cohabitent.

On peut émettre la conjecture qu'il faut au moins autant d'environnements que d'espèces pour espérer obtenir de la persistance. Cette conjecture est pour l'instant seulement démontrée dans les cas de deux et trois espèces. Prouver ce résultat dans le cas général peut être un futur axe de recherche.

Un des premiers problèmes auxquels nous sommes confrontés est le fait que nous sommes incapables, même en dimension un, de déterminer une formule explicite pour la mesure invariante dès que le nombre d'environnements est supérieur ou égal à trois. Quand bien même on y arriverait, il est impossible de déterminer explicitement la mesure invariante pour trois espèces. Ainsi pour 3 et pire pour 4 espèces nous ne pouvons déterminer des conditions suffisantes de persistance. En effet le théorème qui nous permet d'obtenir de la persistance (cf : théorème 11) nécessite de connaître la forme des mesures ergodiques de M_0 . Et celles ci ne sont pas facilement calculables dès que l'on a trois espèces ou plus.

La méthode utilisée ici est donc limitée, il faudrait pouvoir élaborer des critères de persistance qui ne nécessiteraient pas la connaissance des mesures ergodiques. Peut être que par l'intermédiaire de certaines fonctions de Lyapunov adaptées à ce problème, nous pourrions obtenir des conditions de persistance, certes moins générales, mais suffisantes pour répondre à la question.

3.5 Références

BENAÏM, M. 2018, «Stochastic persistence», *arXiv :1806.08450v2*. 57, 58, 59

BENAÏM, M., S. LE BORGNE, F. MALRIEU et P.-A. ZITT. 2015, «Qualitative properties of certain piecewise deterministic markov processes», *Annales de l'IHP*, vol. 51, n° 3, p. 1040 – 1075. 49, 57

- DAVIS, M. H. A. 1984, «Piecewise-deterministic markov processes : A general class of non-diffusion stochastic models.», *Journal of the Royal Statistical Society*, vol. 46, n° 3, p. 353–388. 49
- GACKOU, G., A. GUILLIN et A. PERSONNE. 2019, «When can the discrete moran process be replaced by the wright-fisher diffusion», ArXiv :1905.04040. 50
- SCHREIBER, S., M. BENAÏM et K. ATCHADÉ. 2011, «Persistence in fluctuating environments», *Journal of Mathematical Biology*, vol. 62, p. 655–683. 49
- SCHREIBER.S. 2012, «Persistence for stochastic difference equations : A mini review», , n° 18, p. 1381–1403. 59
- SERGE, C. 1995, «Théorème de poincaré-bendixson», *Le journal de mathématiques des élèves*, vol. 1, n° 3. 55

Chapitre 4

Articles

*« La pêche à la ligne c'est comme
les mathématiques en cela qu'on ne
peut jamais complètement
l'apprendre. »*

Isaac Walton

Sommaire

| | |
|--|------------|
| 4.1 Article 1 : On the Simpson index for the Moran process with random selection and immigration. | 74 |
| 4.2 Article 2: When can the discrete Moran process be replaced by the Wright-Fisher diffusion? | 113 |
| 4.3 Article 3 : Moran model with random switching | 143 |

4.1 Article 1 : On the Simpson index for the Moran process with random selection and immigration.

Cet Article a été co-écrit avec Franck Jabot et Arnaud Guillin.

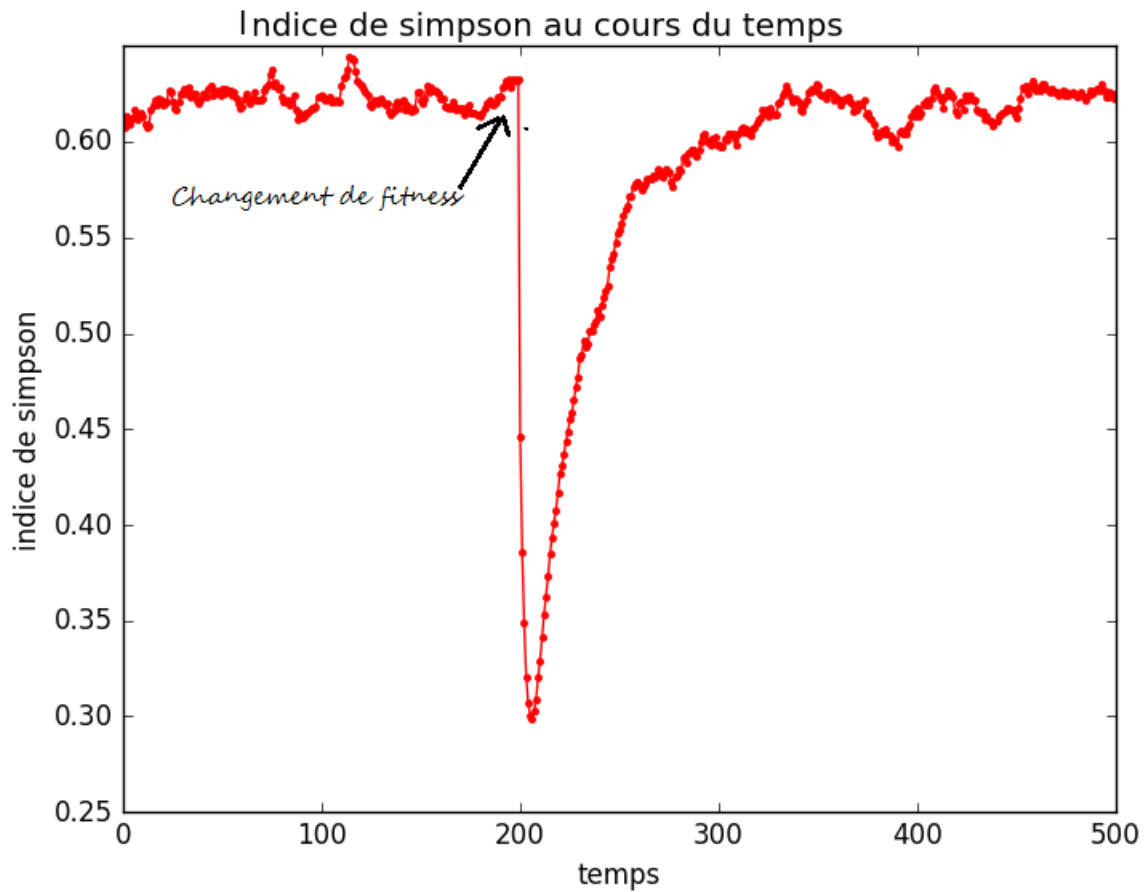


FIGURE 4.1 – Augmentation de la biodiversité lors d'un changement de fitness

ON THE SIMPSON INDEX FOR THE WRIGHT-FISHER WITH RANDOM SELECTION AND IMMIGRATION

ABSTRACT. Moran or Wright-Fisher processes are probably the most well known model to study the evolution of a population under environmental various effects. Our object of study will be the Simpson index which measures the level of diversity of the population, one of the key parameter for ecologists who study for example forest dynamics. Following ecological motivations, we will consider here the case where there are various species with fitness and immigration parameters being random processes (and thus time evolving). The Simpson index, is difficult to evaluate when the population is large, except in the neutral (no selection) case, because it has no closed formula. Our approach relies on the large population limit in the "weak" selection case, and thus to give a procedure which enable us to approximate, with controlled rate, the expectation of the Simpson index at fixed time. We will also study the long time behaviour (invariant measure and convergence speed towards equilibrium) of the Wright-Fisher process in a simplified setting, allowing us to get a full picture for the approximation of the expectation of the Simpson index.

Key words : Simpson index, multidimensional Wright-Fisher process, random selection, random immigration, moment's closure .

1. INTRODUCTION

Community ecology has been shaken by the book of Hubbell [Hubbell \[2001\]](#) that elaborated on the idea that the dynamics of ecological communities might be mainly shaped by random processes. A number of predictions made by this neutral theory of biodiversity have been indeed corroborated by empirical evidence (Hubbell [Hubbell \[2001\]](#), Condit et al. [Condit et al. \[2002\]](#), Jabot and Chave [Jabot and Chave \[2009\]](#)). This good performance of neutral models for reproducing empirical patterns has stimulated the mathematical study of neutral ecological models (Etienne [Etienne \[2005\]](#), Fuk et al [Fung et al. \[2017a\]](#)), in connection with the rich body of work on evolutionary neutral models (Volkov et al. [Volkov et al. \[2003\]](#), Ewens [Ewens and Warren \[2004\]](#), Muirhead and Wakeley [Muirhead and Wakeley \[2009\]](#)). More recent empirical evaluations of neutral predictions on tropical forest data have focused on the temporal dynamics of individual populations and have shown that the temporal variance of population sizes was actually larger than the one typically predicted by neutral models (Chisholm et al. [Chisholm](#)

et al. [2014]). These authors have suggested that this may be due to species-specific responses to the temporal variability of the environment. Subsequent modelling studies have elaborated on this idea (Kalyuzhny et al. Kalyuzhny et al. [2015], Jabot and Lohier Jabot and Lohier [2016], Krone and Neuhauser Krone and Neuhauser [1997] and more mathematically-oriented contributions on this topic have since been made (Coron et al. [2018]; Danino et al. [2018]; Danino and Shnerb [2018a,b]; Danino et al. [2016]; Depperschmidt et al. [2012]; Fung et al. [2017b]; Grieshammer [2018]; Griffiths and Tavaré [1994]; Steinrucken et al. [2013]; Taylor [2008]). All these studies share the same idea that community dynamics is influenced by a species-specific selection coefficient and that this selection coefficient is temporally varying, so that good and bad periods are subsequently experienced by all species within the community.

The aim of this contribution is to provide a comprehensive study of a simple model encapsulating this kind of ideas within a weak selection framework. Subsequent works within a strong selection framework will complement the present study.

Indeed, the simplest model for the evolution of population is the Moran model (or its cousin the discrete Wright-Fisher model), in which in a given population an individual is chosen to die (uniformly in the population) and then a child chooses his parent proportionally to the abundance in the previous population. One may also add immigration, i.e. a probability that the child comes from another community, and selection so that some species (or traits) have a selective advantage. Kalyuzhny et al Kalyuzhny et al. [2015], to bypass the neutrality of the model, chosed to consider immigration and selection as random processes (independent of the Moran system), but which preserves neutrality "in mean". One of the main objective is of course to study the effect of these models on biodiversity and its evolution. There are many ways to measure biodiversity. We will focus here on the Simpson index Simpson [1949], usually considered in neutral model Etienne and Olf [2004] and being the analogue of homozygosity in population genetics Karlin [196b] : it measures the probability that two individuals uniformly chosen may be of the same species. More precisely denoting X^i the number of individuals of species i , S the number of species and J the total size of the population, the Simpson index is given by

$$\mathcal{S} = \sum_{i=1}^S \frac{X^i(X^i - 1)}{J(J - 1)}$$

thus varying (roughly) from 0 to 1, from maximal to minimal diversity. Using backward approach, and Kingman's coalescent, an explicit formula may be given for the (asymptotic in time) Simpson index in the neutral case with immigration as $\frac{1-m}{1+J-2m}$, as otherwise it is 1 as a particular species will almost surely invade all the population. Note that a closed formula (even for the expectation) of the Simpson index at a given time, is usually not reachable.

We will consider in this paper this Moran model with immigration and selection as general random process. As said previously such models were recently considered for example by Griffiths [Griffiths \[1979\]](#); [Griffiths and Tavaré \[1994\]](#), Kalyuzhny et al [Kalyuzhny et al. \[2015\]](#) for a simulation study, and that encouraged us to study the Simpson index. The backward approach constitutes the works of Krone and Neuhauser [Krone and Neuhauser \[1997\]](#); [Neuhauser and Krone \[1997\]](#) leading to new coalescent type processes which are however quite difficult to study and may not give a closed formula for the Simpson index. A recent work by Grieshammer [Grieshammer \[2018\]](#) considers a forward in time approach but he does not focus on the Simpson index. Our approach is only forward here. As is often done in population genetics, we will consider the large population approximation. Our first task is then to justify this asymptotic to a Wright-Fisher diffusion process in random environment in the weak immigration and selection case. As a flavour, with only two species, the evolution of the proportion of one species is given by

$$dX_t = m_t(p_t - X_t)dt + s_t X_t(1 - X_t)dt + \sqrt{2X_t(1 - X_t)}dB_t$$

where m_t is the immigration process, p_t the probability that this species is chosen, and s_t the selection advantage. And the Simpson index become

$$\mathcal{S}_t = \sum_{i=1}^{S+1} (X_t^i)^2$$

The Simpson index is then a quadratic form involving the proportion of each species :

$$d\mathcal{S}_t = 2(1 - \mathcal{S}_t) - 2 \sum_{i=1}^S s_t^i X_t^i (\mathcal{S}_t - X_t^i) + 2m_t \left(\sum_{i=1}^{S+1} p^i X_t^i - \mathcal{S}_t \right) dt + dM_t$$

where M_t is a martingale.

The equation for the expectation of the Simpson index is therefore not closed. We will then introduce a quantitative approximation procedure for the expectation of the Simpson index, in the quenched case (corresponding to a given random environment) and in some particular case in the annealed case for two or more species.

We will also study in some simple case (constant parameter) the long time behaviour of the Simpson index. Very schematically our approach is the following :

- (1) approximate the expectation of the Simpson index for the Wright-Fisher process by a deterministic ODE;
- (2) approximate the infinite time expectation of the Simpson index by the finite time, through evaluation of the speed of convergence towards equilibrium of the Wright-Fisher process.

- (3) numerical experiments showing the effect of random selection related to the neutral case, using a simple algorithm.

In Section 2, we quickly introduce the Moran model in random environment and its large population limit, the Wright-Fisher diffusion. Section 3 is dedicated to approximating the moments of Wright-Fisher's diffusion and thus to those of Simpson's index. Some applications are given next. In Section 4, we focus on the two species case where the approximation of the Simpson index is studied in the quenched case as well as its long time behaviour. Section 4 generalises to a large number of species and also considers the annealed case when the selection parameter has a particular form (a variant of a Wright-Fisher process). The last section contains technical proofs or recalls some known results for the Wright-Fisher process.

2. THE MORAN MODEL IN RANDOM ENVIRONMENT AND ITS APPROXIMATION IN LARGE POPULATION, THE WRIGHT-FISHER DIFFUSION.

2.1. Discrete model with selection and immigration.

In this section we describe in detail the discrete model, i.e. the Moran process, which is the basis of our study. One may also consider here the Wright-Fisher discrete process with adequate change. The Moran process is an evolution of population model, in which a single event occurs at each time step. More precisely each event corresponds to the death of an individual and the birth of another who replaces it.

We consider a population, whose size is constant over time equal to J , composed of $S + 1$ species. The proportion of the i species at the n^{th} event is denoted X_n^i , $i \in \mathbb{S} = \{1, \dots, S + 1\}$, $n \in \mathbb{N}$.

As usual one knows $(X_n^i)_{i=1, \dots, S}$, we deduce the proportion for the last

$$\text{species, } X_n^{S+1} = 1 - \sum_{i=1}^S X_n^i$$

We note X_n the species vector or abundance vector having for coordinate i , X_n^i . The dynamics of evolution follows the following pattern at the step n :

- (1) The individual designated to die is chosen uniformly among the community.
- (2) The one which replaces it, chooses his parent in the community with probability $1 - m_n$ (birth event) or a parent from the immigration process with probability m_n (immigration). The quantity m_n varies between 0 and 1, it can be random and time dependent.
- (3) If there is immigration the chosen parent is from the species i , with probability p_n^i $i \in \mathbb{S}$. The p_n^i verify $\sum_{i \in \mathbb{S}} p_n^i = 1$ and can be time dependent and random. We note p for the vector having for coordinate i , p_n^i .

- (4) In a birth event, the chosen parent is of the species i with probability $\frac{X_n^i(1+s_n^i)}{1+\sum_{k=1}^{S+1} X^k s_n^k}$.

The $s_n^i, i \in \mathbb{S}$ are the selection parameters, they may be time dependent and random. Furthermore, we assume $s_n^{S+1} = 0$. Indeed, we can obtain it from any configuration by changing all the coefficients by $s_n^i = \frac{\tilde{s}_n^i - \tilde{s}_n^{S+1}}{1 + \tilde{s}_n^{S+1}}$.

We will assume throughout this work that m_n, p_n, s_n are autonomous, in the sense that their evolution do not depend on $(X_n)_{n \geq 0}$. We will further assume that $(m_n, p_n, s_n)_{n \geq 0}$ is a Markov chain. Note also that m_n, p_n, s_n may also depend in some sense of the size of the population J , but we do not add another superscript to get lighter notations.

This model therefore describes a Markovian dynamic in which selection and immigration play an important role. Immigration already introduced by Hubbell [Hubbell \[2001\]](#) avoids the definitive invasion of the community by a species. Selection changes the dynamics of a species related to the neutral model([Kalyuzhny et al. \[2015\]](#)). The temporal evolution of the population could be simulated numerically from the transition matrix of the Markov system. Let us describe precisely these transition probabilities for the evolution of proportions. The assumption for the dynamics for the immigration and selection will be given later on.

Let x be the vector having for coordinate i, x^i and suppose m_n, p_n known. Denote $\Delta = \frac{1}{J}$, so for the i species:

$$\begin{aligned} P_{x^i+} &= \mathbb{P}(X_{n+1}^i = x + \Delta | X_n = x) \\ &= (1 - x^i) \left(m_n p_n^i + (1 - m_n) \frac{x^i(1 + s_n^i)}{1 + \sum_{k=1}^{S+1} x^k s_n^k} \right), \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} P_{x^i-} &= \mathbb{P}(X_{n+1}^i = x - \Delta | X_n = x) \\ &= x^i \left(m_n(1 - p_n^i) + (1 - m_n) \left(1 - \frac{x^i(1 + s_n^i)}{1 + \sum_{k=1}^{S+1} x^k s_n^k} \right) \right), \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 P_{x^i+x^j-} &= \mathbb{P}(\{X_{n+1}^i = x^i + \Delta\} \cap \{X_{n+1}^j = x^j - \Delta\} | X_n = x) \\
 &= x^j \left(m_n(1 - p_n^i) + (1 - m_n) \frac{x^i(1 + s_n^i)}{1 + \sum_{k=1}^{s+1} x^k s_n^k} \right), \quad i \neq j.
 \end{aligned}$$

With the dynamics of (m_n, p_n, s_n) given, one may of course simulate exactly the vector of proportion X_n and thus evaluate the expectation of the Simpson index, which is what we will do to validate our approximation procedure, but when the population size J is very large, it may be computationally too costly (and even impossible). Thus we will approach the dynamics of this model by a stochastic differential system continuous in time.

2.2. To a limit in large population.

In this section, we explain how approaching the dynamics of the preceding model by a diffusion, and associated process for the immigration and selection processes, when J goes to infinity.

We need to define a J dependent time scale. Indeed, when J goes to infinity, the time scale has to change, expectation and variance are about $\frac{1}{J}$ and $\frac{1}{J^2}$, and goes to 0 when J goes to infinity. It corresponds to considering a large number of event for the Markov chain, to obtain a non-trivial convergence of our discrete process towards a limit process, i.e. not look at the event-by-event evolution as we did before but in packets of several events. Several choices for scales are possible, each one leads to study a different process. We choose to study a continuous multidimensional diffusion in time.

2.2.1. Diffusion approximation.

In this section we assume that s_n and m_n depend on J , for a sake of clarity we write s_n^J and m_n^J .

Assumption (A).

- Let define in this section $\tilde{X}_t^J = X_{[tJ^2]}$.
- the process (p_n) is assumed to be constant, which corresponds to a non evolving pool of immigration;
- the process (m_n^J) is an autonomous Markov chain, and consider its rescaled piecewise linear extension $\tilde{m}_t^J = J m_{[tJ^2]}^J$, which is assumed to take values in a finite set E_m and uniformly bounded in J (in the majority of cases, this set does not depend on J). Let denote $P_{m^J}(m, m', t)$ its transition probabilities and assume for all $m \neq m'$,

$$\lim_{J \rightarrow \infty} P_{m^J} \left(m, m', \frac{1}{J^2} \right) \times J^2 = Q(m, m')$$

is well defined;

- the process (s_n^J) is an autonomous Markov chain, and consider its rescaled piecewise linear extension $\tilde{s}_t^J = J s_{\lfloor tJ^2 \rfloor}^J$, which is assumed to take values in a finite set E_s and uniformly bounded (in J). Let denote $P_{s^J}(s, s', t)$ its transition probabilities and assume for all $s \neq s'$,

$$\lim_{J \rightarrow \infty} P_{s^J} \left(s, s', \frac{1}{J^2} \right) \times J^2 = Q^s(s, s')$$

is well defined.

- The processes (m_n) and (s_n) are supposed to be independent.

These assumptions about the limits of transitions probabilities are intended to ensure the convergence in law of s and m towards Markovian jump processes when J goes to infinity.

Denote again $U_t^J = \begin{pmatrix} \tilde{X}_t^J \\ \tilde{s}_t^J \\ \tilde{m}_t^J \end{pmatrix}$ taking values in $E = E_x \times E_s \times E_m$ a compact set of \mathbb{R}^{2S+1} .

We are now in position to state our diffusion approximation result.

Theorem 1. *Assume (A)*

then when J goes to infinity the sequence of processes $(U_t^J)_{t>0}$ converges in law for the Skorokhod topology to the process $(U_t = (X_t, s_t, m_t))_{t>0}$ whose first coordinate is solution of the following stochastic differential equation

$$\begin{pmatrix} dX_t^1 \\ \vdots \\ dX_t^S \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m_t \times (p_t^1 - X_t^1) + X_t^1 \left(s_t^1 - \sum_{k \in \mathbb{S}} X_t^k s_t^k \right) \\ \vdots \\ m_t \times (p_t^S - X_t^S) + X_t^S \left(s_t^S - \sum_{k \in \mathbb{S}} X_t^k s_t^k \right) \end{pmatrix} dt + \sigma(X_t) dB_t \quad (1)$$

where σ is such that $\sigma \cdot \sigma^* = a$ with $a_{i,j} = -2x^i x^j$ if $i \neq j$ and $a_{i,i} = 2x^i(1-x^i)$. And where $s_t = \lim s_t^J J$ and $m_t = \lim m_t^J J$ are the Markovian jump processes with generators Q^s and Q^m and for initial conditions $s_0 = \lim J s_0^J$ and $m_0 = \lim J m_0^J$.

Proof. A quantitative proof of this result is given in [Gackou et al. \[2018\]](#). It can also be proved by the usual Martingale Problem Method see for example [W.Stroock and Varadhan \[1997\]](#). \square

Let us give some remarks

- (1) We may also consider the proportions p_i random but their law would be J dependent (through the change of time) and it is in disharmony with the biological model which assumes the pool independent of the community size.
- (2) Other types of processes for s would have led to similar results, for example we could take a diffusion, with obvious modifications.

2.2.2. *Simpson index.*

Our main object to quantify the biodiversity will be the Simpson index :

$$\mathcal{S}_t = \sum_{i=1}^{S+1} (X_t^i)^2 \tag{2}$$

with $X_t^{S+1} = 1 - \sum_{i=1}^S X_t^i$.

Notice that this expression is the limits of the discrete Simpson index when J goes to the infinity. Its dynamic is given by a non autonomous stochastic differential equation.

Proposition 2. *Denote as usual $p_t^{S+1} = 1 - \sum_{i=1}^S p_t^i$, and $X_t^{S+1} = 1 - \sum_{i=1}^S X_t^i$.*

So the Simpson index is solution of the following equation :

$$d\mathcal{S}_t = \left[2(1 - \mathcal{S}_t) - 2 \sum_{i=1}^S s_t^i X_t^i (\mathcal{S}_t - X_t^i) + 2m_t \left(\sum_{i=1}^{S+1} p^i X_t^i - \mathcal{S}_t \right) \right] dt + dM_t$$

where M_t is a martingale.

The drift is composed of three terms, the first is the drift in the neutral case without immigration (autonomous equation), the second is a term due to the presence of selection only and the third to the presence of immigration.

This proposition follows from Itô's calculus and details may be found in Section 5. As we will consider mainly the evolution of the expectation of the Simpson index, we do not describe the martingale term.

Now that the large limit SDE is established, we may consider the approximation of the Simpson index. We will first consider a simplified case, but which contains all the main difficulties: the two species case.

3. APPROXIMATION OF THE SIMPSON INDEX IN THE QUENCHED OR DETERMINISTIC CASE : THE TWO SPECIES CASE.

In this part, we study a population of only two species. The equations obtained are in dimension one and the quantities are easier to calculate. It is a basic example to understand the dynamic in greater dimension.

In all this section we will suppose that the *selection and immigration processes are deterministic*, which also amounts to consider the quenched case, i.e. we fix the random environment (immigration and selection), as our goal will be to give a numerical method to approximate $\mathbb{E}[\mathcal{S}_t]$ at a lower cost. We will see in the next section how to consider the annealed case for a very particular case of selection and immigration. In a second part, we will look for constant selection and immigration the behaviour of the process in long time.

The one dimensional Simpson index is

$$\mathcal{S}_t = (X_t)^2 + (1 - X_t)^2$$

Following the result of the previous section we are thus interested in the case where X_t and \mathcal{S}_t dynamics are given by

$$dX_t = m_t(p_t - X_t)dt + s_t X_t(1 - X_t)dt + \sqrt{2X_t(1 - X_t)}dB_t \quad (3)$$

$$\begin{aligned} d\mathcal{S}_t = & 4X_t(1 - X_t) \times \left(1 + s_t \left(X_t - \frac{1}{2} \right) \right) dt + 2m_t(p_t - X_t)(2X_t - 1)dt \\ & + 2(2X_t - 1) \sqrt{2X_t(1 - X_t)}dB_t \end{aligned} \quad (4)$$

where m_t and s_t are the rescaled limit immigration and selection processes.

Comment 1. There is a first interesting feature when analysing the instantaneous behaviour of the dynamic of \mathcal{S}_t in the case where there is no immigration (and thus the Simpson index will tend to 1): when $|s_t| < 2$, the drift of \mathcal{S}_t is always positive so that a even variability if the selection is small does not change the trend to non diversity. At the opposite, if the selection is sufficiently strong it may change locally the behaviour of the Simpson index, and we may thus imagine that change of fitness may lead to oscillation of the Simpson index. We will illustrate this phenomenon numerically.

We will now concentrate on a method to approximate all the moments of X_t , and thus an approximation of $\mathbb{E}[\mathcal{S}_t]$.

3.1. Approximation of the moments of X_t .

3.1.1. The approximation theorem.

As remarked earlier the momentum of \mathcal{S}_t can not be calculated directly, as the equation of $\mathbb{E}[\mathcal{S}_t]$ is not autonomous(3). However we only need to evaluate the first two moments of X_t . We will see that it will be more difficult than planned. Indeed, taking expectation in (4) (recalling that m_t and s_t are considered deterministic), we get:

$$d\mathbb{E}[X_t] = \left[m_t p_t - m_t \mathbb{E}[X_t] + s_t (\mathbb{E}[X_t] - \mathbb{E}[(X_t)^2]) \right] dt \quad (5)$$

By analyzing (5), we cannot express the first momentum of X_t without the second moment and when considering the second moment, the third will appear and so on. It is thus impossible to express the momentum of X_t as the solution of an autonomous equation (except for the trivial case where $s_t = 0$) Nevertheless, the following theorem gives a way of obtaining an approximation of the first moments of X_t by solving a differential system whose size is all the greater that one wishes to be precise.

Theorem 3. Denote \tilde{A}_t^n the tridiagonal matrix of size n , whose coefficients are given by $\tilde{a}_{i+1,i} = (i + p_t m_t)(i + 1)$, $\tilde{a}_{i,i} = i(s_t - i + 1 - m_t)$, $\tilde{a}_{i,i+1} = -i s_t$ for i in $\{1, \dots, n - 1\}$ and $\tilde{a}_{n,n} = -n(n - 1 + m_t)$

Let consider the following system of ordinary differential equations

$$\begin{cases} d\tilde{M}_t = \tilde{A}_t^n \times \tilde{M}_t dt + \mathcal{C}_t dt \\ \tilde{M}_0 = \left(X_0, (X_0)^2, \dots, (X_0)^n \right)^T \end{cases} \quad (6)$$

where $\mathcal{C}_t = (m_t p_t, 0, \dots, 0)^T$

So for j fixed, the j^{th} coordinate of the solution \tilde{M}_t converges when n (the size of the differential system) tends to infinity towards j^{th} momentum of X_t . Denote by $\|s\|_\infty$ the supremum of s in E_s , and c a constant, independent of J , then the error, define by $\max_{0 < i < n} \left| \frac{E[(X_t)^i] - \tilde{M}_t^i}{(i-1)!} (s_t)^{i-1} \right|$, is at most

$$\frac{\sqrt{n} (\|s\|_\infty)^{n-1}}{(n-1)!} e^{ct}.$$

As seen from the upper bound, the convergence is quite fast and even enable to approximate the Laplace transform of X_t quite efficiently. It is mainly due to the fact that we have only two species here. We will see in the next section what happens for three species and will explain how it deteriorates with the number of species.

3.1.2. *Proof of the theorem.* We will begin by considering the error between the solution of our approaching system and the real solution. For practical reasons, each coordinate of the error is multiplied by a coefficient independent of the system size. Let us begin by giving the (non autonomous) system of ordinary differential equations verified by the moments of X_t

Proposition 4. *Let M_t being the vector of size n , having for coordinate i the $\mathbb{E}[(X_t)^i]$ (up to n^{th} moment). M_t is solution of*

$$\begin{cases} dM_t = \tilde{A}_t^n \times M_t dt + \mathcal{C}_t dt + \mathcal{B}_t dt \\ M_0 = \left(X_0, (X_0)^2, \dots, (X_0)^n \right) \end{cases} \quad (7)$$

where $\mathcal{B}_t = (0, \dots, 0, n s_t \mathbb{E}[(X_t)^n (1 - X_t)])^T$

Proof.

It is of course a simple consequence of Itô's Formula $(X_t)^i$:

$$\begin{aligned} dX_t^i &= i X_t^{i-1} \left((m_t(p_t - X_t) + s_t X_t(1 - X_t)) \times (i-1)(1 - X_t) \right) dt + d\mathcal{M}_t \\ &= -i s_t (X_t)^{i+1} + i(s_t - (i-1) - m_t) (X_t)^i + i(i-1 + m_t p_t) (X_t)^{i-1} dt + d\mathcal{M}_t \end{aligned}$$

where \mathcal{M} is a martingale and by taking the expectation

$$d\mathbb{E}[(X_t)^i] = -i s_t \mathbb{E}[(X_t)^{i+1}] + i(s_t - (i-1) - m_t) \mathbb{E}[(X_t)^i] + i(i-1 + m_t p_t) \mathbb{E}[(X_t)^{i-1}] dt$$

to recover the coefficients of the matrix \tilde{A}_t^n .

□

We define the vector of errors Δ_t^n by

$$\Delta_t^n(i) = (s_t)^{i-1} \times \frac{M_t^i - \tilde{M}_t^i}{(i-1)!},$$

and we introduce also $\tilde{\mu}_t^n = (0, \dots, 0, \mu_t^n)^T$ with

$$\mu_t^n = \frac{(s_t)^{n-1}}{(n-1)!} \times n s_t \mathbb{E}[(X_t)^n (1 - X_t)].$$

Note that when we multiply, for i fixed, the difference $M_t^i - \tilde{M}_t^i$ by a coefficient independent of n , the speed of convergence of the i^{th} coordinate of the error change but not the fact that this quantity tends towards 0. On the other hand, it forces the dependent coordinates of n to tend to 0. So we just need to prove that $\|\Delta_t^n\|$ goes to 0, which is not the case for $M_t^i - \tilde{M}_t^i$.

Proposition 5. Δ_t^n is the solution of the following differential system:

$$\begin{cases} d\Delta_t^n = A_t^n \times \Delta_t^n dt + \tilde{\mu}_t^n dt \\ \Delta_0^n = 0 \end{cases} \quad (8)$$

and

$$A_t^n = \begin{pmatrix} a_t^1 & b_t^1 & & & (0) \\ c_t^1 & a_t^2 & b_t^2 & & \\ & \ddots & \ddots & \ddots & \\ & & c_t^{n-2} & a_t^{n-1} & b_t^{n-1} \\ (0) & & & c_t^{n-1} & a_t^n \end{pmatrix}$$

with

$$\begin{aligned} a_t^i &= i(s_t - (i-1) - m_t), \quad i < n \\ a_t^n &= -n((n-1) + m_t) \\ b_t^i &= -i^2 \quad i < n \\ c_t^i &= s_t i \left(1 - \frac{m_t p_t}{i-1}\right) \quad i < n \end{aligned}$$

Proof.

Indeed, by subtraction,

$$d(M_t^n - \tilde{M}_t^n) = \tilde{A}_t^n \times (M_t^n - \tilde{M}_t^n) dt + \begin{pmatrix} 0 \\ \vdots \\ 0 \\ s_t n \mathbb{E}[(X_t)^n (1 - X_t)] \end{pmatrix} dt.$$

This involves for all $k < n$

$$\begin{aligned} d(M_t^k - \tilde{M}_t^k) &= k(k-1 + p_t m_t)(M_t^{k-1} - \tilde{M}_t^{k-1})dt \\ &\quad + k(s_t - (k-1) - m_t)(M_t^k - \tilde{M}_t^k) - k s_t(M_t^{k+1} dt - \tilde{M}_t^{k+1})dt. \end{aligned}$$

Next, we multiply by $\frac{(s_t)^{k-1}}{(k-1)!}$,

$$\begin{aligned} d(\Delta_t^{k,n}) &= \frac{(M_t^{k-1} - \tilde{M}_t^{k-1})s_t^{k-2}}{(k-2)!} \frac{s_t k(k-1 + p_t m_t)}{k-1} dt \\ &\quad + \frac{k s_t^{k-1}}{(k-1)!} (s_t - (k-1) - m_t)(M_t^k - \tilde{M}_t^k) dt \\ &\quad - \frac{s_t^k (M_t^{k+1} - \tilde{M}_t^{k+1})}{(k)!} k^2 dt \\ &= \left(k s_t \left(1 - \frac{m_t p_t}{k-1}\right) \Delta_t^{k-1,n} + k(s_t - (k-1) - m_t) \Delta_t^{k,n} - k^2 \Delta_t^{k+1,n} \right) dt. \end{aligned}$$

Now if $k=n$,

$$\begin{aligned} d\Delta_t^{n,n} &= n \left[s_t \left(1 - \frac{m_t p_t}{n-1}\right) \Delta_t^{n-1,n} - (m_t + n - 1) \Delta_t^{n,n} \right. \\ &\quad \left. + \frac{s_t^{n-1}}{(n-1)!} s_t \mathbb{E}[X_t^n (1 - X_t)] \right] dt \end{aligned}$$

We thus find the coefficients of the previous equation system. \square

We may now provide the solution to the system of equation for the error.

Proposition 6. *The solution of (8) can be written*

$$\Delta_t^n = \int_0^t \exp\left(\int_q^t A_u^n\right) \tilde{\mu}_q^n dq$$

Proof. First, the solution of (8) can be written as the solution of the homogeneous system and a particular solution.

$$\Delta_t^n = \mathcal{K} \exp\left(\int_q^t A_u^n du\right) + \exp\left(\int_0^t A_u^n du\right) \int_0^t \exp\left(-\int_0^q A_u^n du\right) \tilde{\mu}_t^n(q) dq$$

As $\Delta_0^n = 0$ necessarily $\mathcal{K} = 0$ and $\Delta_t^n = \int_0^t \exp\left(\int_q^t A_u^n du\right) \tilde{\mu}_t^n(q) dq$. \square

We will now show that, for a fixed time interval, $\|\Delta_t^n\|_2$ is uniformly bounded by a quantity which goes to 0 when n goes to infinity. In the following, for A a matrix, $\|A\|_F = \text{tr}(A^T A)$ stands for the Frobenius norm. Thanks to the formula of the previous proposition:

$$\begin{aligned}
 \|\Delta_t^n(t)\|_2^2 &= \left\| \int_0^t \exp\left(\int_q^t A_u^n du\right) \tilde{\mu}_q^n dq \right\|_2^2 \\
 &= \sum_{k=1}^n \left(\int_0^t (\exp\left(\int_q^t A_u^n du\right) \tilde{\mu}_q^n) dq \right)_k^2 \\
 &\leq t \times \sum_{k=1}^n \int_0^t \left(\exp\left(\int_q^t A_u^n du\right) \tilde{\mu}_q^n \right)_k^2 dq \\
 &\leq t \int_0^t \left\| \exp\left(\int_q^t A_u^n du\right) \tilde{\mu}_q^n \right\|_2^2 dq \\
 &\leq t \int_0^t \left\| \exp\left(\int_q^t A_u^n du\right) \right\|_F^2 \|\tilde{\mu}_q^n\|_2^2 dq \\
 &\leq t^2 \times \sup_{x \in [0, t]} \left\| \exp\left(\int_x^t A_u^n du\right) \right\|_F^2 \times \sup_{x \in [0, t]} |\mu_x^n|^2
 \end{aligned}$$

The following easy lemma gives us an upper bound for the two previous norms:

Lemma 7.

If $X \in [0, 1]$ then $sX^n(1-X) = O(\frac{1}{n})$ and there is a constant c_1 independent of n such that $\sup_{x \in [0, t]} |\mu_x^n| \leq \sup_x \in [0, t] s_x^{n-1} \frac{c_1}{(n-1)!}$

Proof. The maximum of $X^n(1-X)$ on $[0, 1]$ is achieved in $\frac{n}{n+1}$. Its value is $(1 - \frac{1}{n+1})^n \times \frac{1}{n+1}$.

This quantity is of the order of $\frac{1}{n}$ when n goes to infinity.

The upper bound of μ_x^n follow. □

Next,

$$\begin{aligned}
 \left\| \exp\left(\int_x^t A_u^n du\right) \right\|_F^2 &= Tr \left(\exp\left(\int_x^t A_u^n du\right)^T \times \exp\left(\int_x^t A_u^n du\right) \right) \\
 &= Tr \left(\exp\left(\int_x^t A_u^n + (A_u^n)^T du\right) \right) \\
 &= \sum_{\lambda_i} \exp(\lambda_i^x) \\
 &\leq n \times \max_{i \in \{1 \dots n\}} (\exp(\lambda_i^x))
 \end{aligned}$$

where the λ_i^x are the eigenvalues of $\int_x^t A_u^n + (A_u^n)^T du$.

Then if $\max_{i \in \{1 \dots n\}} \exp(\lambda_i^x)$ is independent of n , there is a constant c_2 independent of n verifying

$$\sup_{x \in [0, t]} \left\| \exp\left(\int_x^t A_u^n du\right) \right\|_F \leq \sqrt{n} \times c_2$$

And then there exist a constant C such as

$$\|\Delta_t^n(t)\|_2 \leq \sqrt{n} c_2 \times \frac{c_1 \|s\|_\infty^{n-1}}{(n-1)!} \leq \frac{C\sqrt{n} \|s\|_\infty^{n-1}}{(n-1)!}$$

It remains to show that the eigenvalues of $\int_x^t A_u^n + (A_u^n)^T du$ (which are real) have an upper bound independent of n .

Proposition 8. Let $A_t^n + (A_t^n)^T = \begin{pmatrix} a_t^1 & b_t^1 & & & & \\ b_t^1 & a_t^2 & b_t^2 & & & \\ & \ddots & \ddots & \ddots & & \\ & & b_t^{n-2} & a_t^{n-1} & b_t^{n-1} & \\ & & & b_t^{n-1} & a_t^n & \end{pmatrix}$ with

$$\begin{aligned} a_t^i &= 2i(s_t - (i-1) - m_t), \quad i < n \\ a_t^n &= -n((n-1) + m_t) \\ b_t^i &= s_t i \left(1 - \frac{m_t p_t}{i-1}\right) - (i-1)^2 \end{aligned}$$

then the eigenvalues of $\int_x^t (A_u^n)^T + A_u^n du$ are uniformly bounded in n .

Proof. To prove this result we need to use Gershgorin's disk [Gerschgorin \[1931\]](#). The eigenvalues of $\int_x^t (A_u^n)^T + A_u^n du$ are included in the union of the disk D_i whose centers are the i^{th} term on the diagonal ($\int_x^t a_u^i du$) and for radius the sums of the coefficients norms on the i^{th} line except the diagonal term ($|\int_x^t b_u^{i-1} du| + |\int_x^t b_u^i du|$). It is important to consider the forms of the discs in our case. As we have to show that the eigenvalues have a upper bound independently of n . We just need to look at the shape of the discs for i and n big enough. From the matrix if $i < n$, their centers are

$$2i \left(\int_x^t s_u du - (i-1)(t-x) - \int_x^t m_u du \right)$$

and their radius are equal to

$$\begin{aligned}
 \left| \int_x^t b_u^{i-1} du \right| + \left| \int_x^t b_u^i du \right| &= \left| \int_x^t s_u i \left(1 - \frac{m_u p_u}{i-1} \right) - (i-1)^2 du \right| \\
 &\quad + \left| \int_x^t s_u (i+1) \left(1 - \frac{m_u p_u}{i} \right) - i^2 du \right| \\
 &= \left| i \int_x^t s_u du - (i^2 - 2i)(t-x) + i \int_x^t m_u du \right| \\
 &\quad + \left| i \int_x^t s_u du - i^2(t-x) - i \int_x^t m_u du \right| + O(1) \\
 &= 2i \left((i-1)(t-x) - \int_x^t s_u du + \int_x^t m_u du \right) + O(1).
 \end{aligned}$$

So the maximum value for an eigenvalue of $\int_x^t (A_u^n)^T + A_u^n du$ belonging to D_i is

$$\begin{aligned}
 \int_x^t a_u^i du + \left| \int_x^t b_u^{i-1} du \right| + \left| \int_x^t b_u^i du \right| \\
 &= 2i \left(\int_x^t s_u du - (i-1)(t-x) - \int_x^t m_u du \right) \\
 &\quad + 2i \left((i-1)(t-x) - \int_x^t s_u du + \int_x^t m_u du \right) + O(1) \\
 &= O(1)
 \end{aligned}$$

as soon as i is big enough. If $i = n$ the same reasoning is still working. So the eigenvalues of $(A^n)^T + A^n$ have an upper bound independent of n . \square

This property concludes the proof and we get the following upper bound

$$\|\Delta_t^n(t)\|_\infty \leq \|\Delta_t^n(t)\|_2 \leq \frac{C\sqrt{n}\|s\|_\infty^{n-1}}{(n-1)!}$$

The constant C depends on time (exponentially) and therefore this algorithm will be less accurate if we look at the behavior of the process in long time. This result gives a satisfactory approximation of the \mathcal{S}_i 's moment. Convergence is very fast, and the algorithm boils down to solving a linear differential system. To ensure the interest of this method we can compare the expectation of Simpson's index obtained by a Monte Carlo method from the discrete model to that obtained with this approximation. The Figure 1 presents such an approximation.

3.2. Numerical applications.

The simulations presented in this part are obtained from the previous theorem. The values of s, m, p are those of the large population approximation and not that of the discrete model. The size of the approaching system will be usually between 80 and 144 depending on the needed precision.

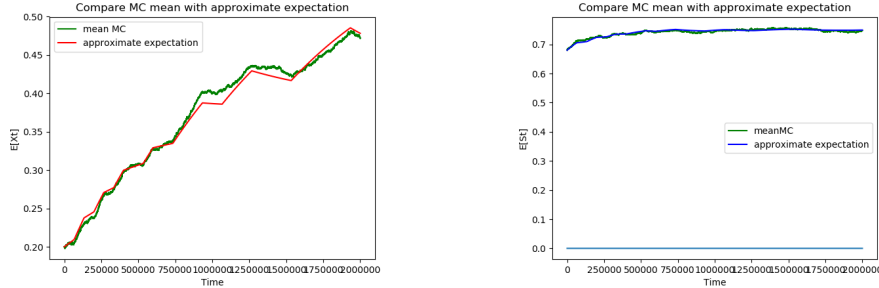


FIGURE 1. Are plotted the approximate values of $E[\mathcal{S}_t]$ and $E[X_t]$ by the precedent method from the approximation in large population and by MC method from the discrete model. The number of simulated trajectories for MC mean is 500 (red and blue), $J = 1000, m = 2, p = 0.5, X_0 = 0.2$, s switches between 2 and -2 at regular time intervals, the size of the approaching linear system is 100.

3.2.1. *Influence of s on Simpson Index.*

In this part, $p = 0.5$. Now we know how to approximate the expectation of \mathcal{S}_t , so we can verify the influence of s on this quantity. Let us make precise a statement enounced when deriving \mathcal{S}_t .

Comment 2.

If $\|s\|_\infty$ is smaller than 2 and if $m = 0$, $\mathbb{E}[\mathcal{S}_t]$ is increasing.

Indeed, if we refer to the equation of $d\mathbb{E}[\mathcal{S}_t]$ (cf (4)), we see that if $\|s\|_\infty < 2$, the quantity $4X_t(1 - X_t) \times (1 + s_t(X_t - \frac{1}{2}))$ is positive for all $t \geq 0$ whatever the initial condition, so Simpson's index mean is always growing.

In other words, selection alone can not bring about a renewal of biodiversity.

On the other hand if for some t , $s_t > 2$, $\mathbb{E}[\mathcal{S}_t]$ can decrease. In this case the more the selection is important, more the decay is pronounced. We will see in the last part that this phenomenon can be generalized to a larger number of species. Figure 2 present these different behaviours with respect to s and Figure 3 the combination of initial parameters and selection under which the Simpson's index is decreasing.

3.2.2. *Approximation of $T_1, T_0, T_{1,0}$.*

In the special case where $m_t = 0$, a species inevitably invaded the community in a finite time. We define by T_1 , (respectively T_0), the smallest time from which the process X_t reaches 1 (respectively 0) and $T_{1,0} = \min(T_1, T_0)$.

Thanks to the approximation of moments we can obtain an approximation of the T_1 distribution function . In fact we know $(X_t)^n$ for n big enough and so since $\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{E}[(X_t)^n] = 1 \times \mathbb{P}(T_1 < t)$ we obtain $P(T_1 < t)$. The same

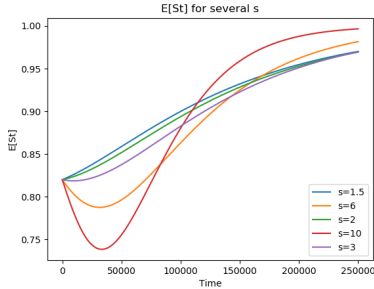


FIGURE 2. Several trajectories of $\mathbb{E}[\mathcal{S}_t]$ are drawn for different s . $X_0 = 0.1, m=0$.

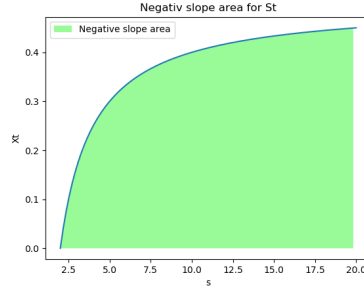


FIGURE 3. The colored area represents the pairs (X, s) for which the slope of the Simpson's index will be negative.

way with $1 - X_t$ gives $\mathbb{P}(T_0 < t)$. Figure 4 gives an approximation of the distribution function of T_1 when there is no immigration.

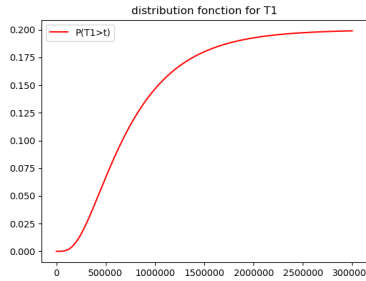


FIGURE 4. Distribution function of T_1 for $m=0, p=0.5, X_0 = 0.2, s = 2$. The size of the approaching linear system is 100

We can use the same method to obtain $T_{\mathcal{S}_t}$ the probability that \mathcal{S}_t is equal to 1 at time t .

4. LONG TIME BEHAVIOR

Two cases are distinguished in this part, the case $m = 0$ and the case $m \neq 0$. In this first case there is no immigration and necessarily a species invade the community. Invasion times and the probability that the species with a selective advantage will invade the community are calculated. In the second case the system admits an invariant measure, we explain it and we specify

the speeds of convergence towards this measure. More details about the behavior of stochastic processes in long time can be found in [Méléard \[2016\]](#) and [Goel and Richter-Dyn \[1974\]](#).

4.0.1. *The case without immigration ($m = 0$): absorption.*

The results in this section are partially well known and we include them only to get a full picture of the behaviour of the Simpson index.

Recall that \mathcal{S}_t satisfies the equation

$$d\mathcal{S}_t = 4X_t(1 - X_t) \times \left(1 + s_t(X_t - \frac{1}{2})\right)dt + dM_t. \quad (9)$$

If there is no more immigration the states 0 and 1 are absorbing, and it is then well known that the process reaches them in finite time almost surely. For more details on the subject refer to [Méléard \[2016\]](#). Let T_1 et T_0 the hit times of 1 and 0 for the random variable X_t et $T_1 \wedge T_0 = T_{1,0}$.

Proposition 9. *Suppose $s_t = s \in \mathbb{R}$,*

(1) $T_{1,0} < \infty$ almost surely, for all initial condition X_0 .

(2) Let g be the solution of

$$x(1 - x)g''(x) + sx(1 - x)g'(x) = -1 \quad \text{et} \quad g(0) = g(1) = 0 \quad (10)$$

then $\mathbb{E}_{X_0}[T_{1,0}] = g(X_0)$.

(3) $\mathbb{P}(T_1 < T_0) = \frac{e^{-sX_0} - 1}{e^{-s} - 1}$.

The proof consists in an adaptation of results of chapter 2.3.6 of [Méléard \[2016\]](#).

Let us consider some particular case which illustrates that the same behaviour may be obtained with varying selection. Suppose $T > 0$ and s_t is a constant function on intervals $[kT, (k + 1)T]$, $k \in \mathbb{N}$ which can take the values s_0 or $-s_0$ for $s_0 > 0$, randomly. We will establish a result similar to the constant case. Let us begin by the following lemma which asserts that without selection one may reach the boundary at any time.

Lemma 10. *Consider the following process*

$$dX_t = \sqrt{2X_t(1 - X_t)}dB_t \quad (11)$$

Note $T_1 = \inf\{t, X_t = 1\}$, an initial condition $x \in]0, 1]$ and a time t .

Then $\mathbb{P}_x(T_1 < t) > 0$, in other words, 1 is accessible for X_t from any non-zero initial condition and in a as little time as one wants.

This result is known since Kimura [Kimura \[1955\]](#) [Kimura \[1954\]](#), we nevertheless give a short proof in appendix.

Of course, this result may be adapted for the process $dX_t = sX_t(1 - X_t)dt + \sqrt{2X_t(1 - X_t)}dB_t$. Indeed if $s > 0$ the drift goes in the right direction. Else, if $s < 0$, we obtain a symmetric result by replacing in the previous reasoning T_1 by T_0 .

Proposition 11.

Let $s_0 > 0$, $T > 0$ and s_t a constant function on the intervals $[kT, (k+1)T]$, $k \in \mathbb{N}$ which can take the values s_0 or $-s_0$ values randomly.

Let consider the process

$$dX_t = s_t X_t(1 - X_t)dt + \sqrt{2X_t(1 - X_t)}dB_t \quad (12)$$

Finally $T_{1,0} = \inf\{t, X_t = 0 \text{ ou } X_t = 1\}$ then $\mathbb{P}_x(T_{1,0} < \infty) = 1$.

Proof. The idea is to show that for each time interval of size T , the probability of reaching 1 or 0 is non-zero and independent of the position where the process is located. So we compare the probability that our process reaches 1 or 0 to a geometric law. So let us first show that $\forall t \in]0, T], \exists \alpha > 0$, such that $\forall x \in [0, 1], \mathbb{P}_x(T_{1,0} < t) > \alpha$. Suppose $s > 0$ on $[0, T]$ and denote $g_i(x) = \mathbb{P}_x(T_i < t)$, $i \in \{0, 1\}$. Both functions are continuous, g_0 is decreasing and $g_0(0) = 1$, $g_0(1) = 0$, whereas g_1 is increasing and $g_1(1) = 1$, $g_1(0) = 0$. Then there exist a $x_0 \in]0, 1[$ such as $g_0(x_0) = g_1(x_0) = \alpha_+$. And by the previous lemma since s does not vary on $]0, T]$ we have that $\alpha_+ > 0$. A symmetric reasoning for $s < 0$ guarantees us the existence of a $\alpha_- > 0$. Let $\alpha = 2 \min(\alpha_-, \alpha_+)$, α is then strictly positive and $\forall x \in [0, 1], \mathbb{P}_x(T_{1,0} < t) = \mathbb{P}_x(T_1 < t) + \mathbb{P}_x(T_0 < t) \geq \alpha$. Then, for $t \in [nT, (n+1)T]$, using previous inequality:

$$\begin{aligned} \mathbb{P}_x(T_{1,0} < t) &\geq \mathbb{P}_x(T_{1,0} < nT) \\ &\geq \mathbb{E}_x[\mathbf{1}_{T_{1,0} < (n-1)T}] + \mathbb{E}_x[\mathbf{1}_{T_{1,0} > (n-1)T} \mathbb{P}_{X_{(n-1)T}}(T_{1,0} < T)] \\ &\geq \mathbb{P}_x(T_{1,0} < (n-1)T) + \alpha \times \mathbb{E}_x[1 - \mathbf{1}_{T_{1,0} < (n-1)T}] \\ &\geq (1 - \alpha) \times \mathbb{P}_{X_{(n-1)T}}(T_{1,0} < (n-1)T) + \alpha \\ &\geq \alpha + \alpha(1 - \alpha) + \dots + \alpha(1 - \alpha)^{n-1} \geq 1 - (1 - \alpha)^n \end{aligned}$$

We obtain when n goes to infinity $\mathbb{P}_x(T_{1,0} < \infty) = 1$. □

Even with frequent changes of fitness, a species always ends up invading the community if m is zero. We may then consider the process with immigration. Note that while preparing this paper, comparable (and even more general) results were obtained (in the multi-allelic case) by Coron et al [Coron et al. \[2018\]](#).

4.0.2. *The case with immigration ($m \neq 0$): invariant measure.*

Assume now s , m and p are constants. The long time behaviour for varying selection and immigration is far more complicated and may lead to interesting behaviour that will be considered in another paper. We thus consider the following process:

$$dX_t = m(p - X_t) + sX_t(1 - X_t)dt + \sqrt{2X_t(1 - X_t)}dB_t$$

and will consider the long time behaviour using Poincaré inequality rather than Meyn-Tweedie's theory leading to poor estimates of speed of convergence.

Our process $(X_t)_{t>0}$ is Markovian and evolves in a range bounded by 0 and

1. At first we will ask ourselves what is the behaviour of our process in the neighbourhood of 0 and 1, by considering the criterion given by Feller [Feller \[1952, 1954\]](#). According to the values of m , p and s , our process will have different behaviours in the neighbourhood of 1 and 0. We have already seen that if $m = 0$ then 0 and 1 are absorbing states reached by the process in a finite time almost surely. (The same hold if m is non-zero and if p is 0 or 1.) Now if m and p are not trivial, 0 and 1 are no longer absorbing. In other words, immigration prevents the invasion of the community by a species. Moreover, for some values of m and p these two states are not accessible, i.e the process can not reach them in a finite time.

Proposition 12. *The state 1 (respectively 0) is accessible by the process $(X_t)_{t>0}$ if and only if $m(1-p) < 1$ (respectively $mp < 1$) and regular otherwise.*

The proof will be given in section 6.3. In the case of inaccessible or reflective boundaries (which is our the case), the law of the process $(X_t)_{t>0}$ admit a density and converges in long time to an invariant measure. This measure has a density, denoted π . In addition π is a solution of the Fokker-Planck equation:

$$0 = -\frac{\partial \pi}{\partial y} (m(p-y) + sy(1-y)) + \frac{\partial^2 \pi}{\partial^2 y} y(1-y)$$

The solution of this equation is:

$$\pi(y) = c \times y^{mp-1} \times (1-y)^{m(1-p)-1} \times \exp(sy) \tag{13}$$

The constant c is chosen so that $\int_0^1 \pi(y)dy = 1$.

The following Figures 5 and 6 show the influence of the parameters on the expectation and the variance of Simpson's equilibrium index.

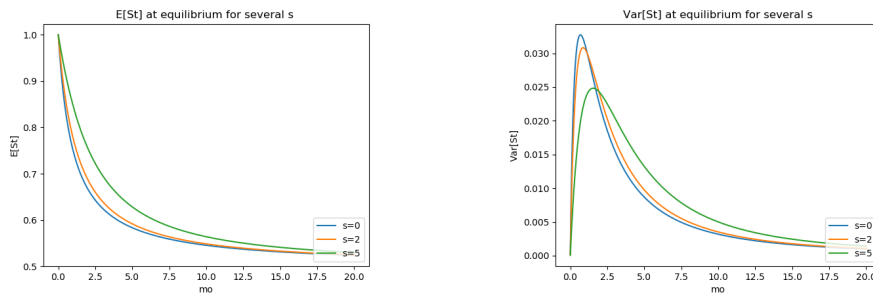


FIGURE 5. Expectation and variance of the Simpson index at equilibrium against m for several values of s , $p=0.5$

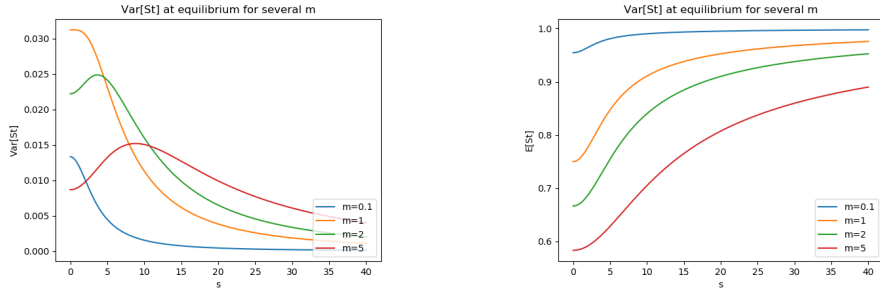


FIGURE 6. Here are plotted the variance and the expectation of the simpson index at equilibrium against s for several values of m . $p=0.5$, size of linear approaching system is 100.

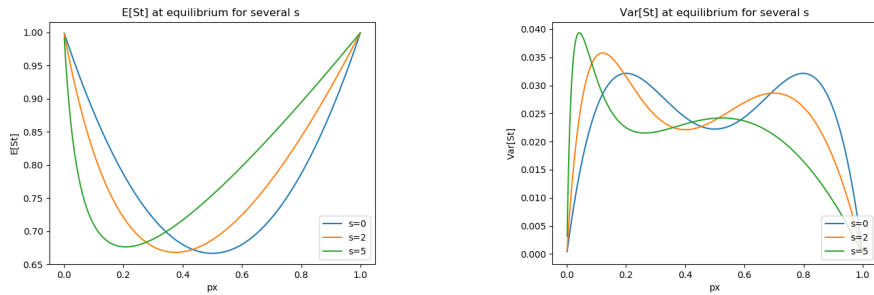


FIGURE 7. Here are plotted the variance and the expectation of the Simpson index at equilibrium against p for several values of s . $m=2$, size of linear approaching system is 100.

Let us now quantify the convergence to equilibrium. Recall at first that the process X_t has for generator \mathcal{L} and for invariant measure π . Denote $P_t f(x) = \mathbb{E}[f(X_t)|f(0) = x]$ the associated semigroup. In fact, when $s = 0$, the full spectrum is known, see for example Shimakura [Shimakura \[1977\]](#) which provides a spectral gap value m . It will imply an exponential convergence to equilibrium in L^2_π .

Proposition 13. *Let us suppose that $s > 0$. The following Poincaré inequality is valid, i.e. for every smooth function f*

$$\text{Var}_\pi(f) \leq \min\left(\frac{e^s}{m}, \frac{8e^{(1-M)s}}{m}\right) \int_0^1 f'^2(x) \times x(1-x)d\pi(x)$$

where M is a median of π . We define moreover $C_p = \min\left(\frac{e^s}{m}, \frac{8e^{(1-M)s}}{m}\right)$. As a consequence π_t converge to π in L^2_π exponentially:

$$\text{Var}_\pi(P_t f) \leq e^{-2\frac{t}{C_p}} \text{Var}_\pi(f).$$

Proof. Using usual Holley-Stroock's perturbation argument we easily deduce, that the Poincaré constant is at most e^s/m . We will now use Hardy's type condition (see for example [Ané et al. \[2000\]](#)) for Poincaré condition, that we recall now

Lemma 14. *Let π and ν be two measures and M the median of π .
Let*

$$B_M^+ = \sup_{x>M} \int_x^1 d\pi \int_M^x \frac{1}{\nu(t)} dt, \quad B_M^- = \sup_{x<M} \int_0^x d\pi \int_x^M \frac{1}{\nu(t)} dt.$$

If B_M^- et B_M^+ are bounded, then the following Poincaré inequality holds

$$\text{Var}_\pi(f) \leq c_P \int f^2 d\nu.$$

In addition, the optimal constant c_P verifies

$$\frac{1}{2} \max(B_M^+, B_M^-) \leq c_P \leq 4 \max(B_M^+, B_M^-)$$

We apply the lemma to π and $\nu = x(1-x)\pi$ using both sides of the estimates. Denote π_0 and ν_0 the case where $s = 0$ and the Poincaré constant is m . Then

$$\begin{aligned} B_M^{+,s} &= \sup_{x>M} \int_x^1 d\pi \int_M^x \frac{1}{\nu(t)} dt \\ &= \sup_{x>M} \int_x^1 e^{st} d\pi_0(t) \int_M^x \frac{e^{-st}}{\nu_0(t)} dt \\ &\leq e^{(1-M)s} B_M^{+,0} \end{aligned}$$

The same reasoning shows that $B_M^{-,s} \leq B_M^{-,0}$. □

Of course, one can do easily the same for $s < 0$ using a symmetric reasoning. If the order is good with respect to the immigration parameter, as the case $s = 0$ is optimal, it is an open question to look at the dependence with respect to the selection parameter. We may also consider a convergence in entropy, via the logarithmic Sobolev inequality without selection established by Stannat [Stannat \[2000\]](#) or Miclo [Miclo \[2003\]](#) and the same line of proof using Holley-Stroock perturbation argument or the Hardy type condition for logarithmic Sobolev inequality (see again [Ané et al. \[2000\]](#)). Note that the convergence in entropy entails a convergence in total variation via Csiszar-Pinsker-Kullback inequality, but the constant involved are less explicit so we omit the details.

This quantitative long time behaviour enables us to give an error while approximating the asymptotic Simpson index (being a smooth function of the species). As usual, an L^2 decay will enable us to consider long time behaviour for initial measures whose density with respect to the invariant measure is bounded, which could prevent starting from a Dirac measure. However due

to regularization, and so waiting a time t_0 , enables (loosing on the constants in the decay) to start from a Dirac measure. See for example [Bakry et al. \[2008\]](#).

5. GENERALIZATION TO A LARGER NUMBER OF SPECIES OR IN RANDOM ENVIRONMENT

In this section we provide extensions of the two species case to 1) finite number of species, 2) two species case in a particular random environment, namely Wright-Fisher diffusion environment.

5.1. Expectation approximation for three species.

In fact we will give the main ideas for $S = 2$. Extension to a larger number of species is only technically involved and requires no further arguments. Denote X_t and Y_t the proportions of the two main species, s_t^x and s_t^y their selection parameters and p_t^x and p_t^y their proportions in the pool. The immigration parameter will still be denoted m_t . The method presented for $S = 1$ in the previous section can be generalized to a larger number of species. It will have of course some limitations: greater the number of species is, larger will be the size of the approaching linear system. In fact, the derivative of the expectation of order n involves only the expectation of lower and higher order in the case of two species. Now with 3 species we also need to know the expectation of the form $\mathbb{E}[X_t^n Y_t^k]$ for k, n in \mathbb{N} . We will thus need a system of size N^2 . We present here the extension of our approximation for 3 species.

$$\begin{pmatrix} dX_t \\ dY_t \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m_t(p_t^x - X_t) + X_t(s_t^x - X_t s_t^x - Y_t s_t^y) \\ m_t(p_t^y - Y_t) + Y_t(s_t^y - X_t s_t^x - Y_t s_t^y) \end{pmatrix} dt + \sigma(X_t, Y_t) dB_t \quad (14)$$

where σ verifies $\sigma \cdot \sigma^*(x, y) = a(x, y)$ with

$$a(x, y) = 2 \begin{pmatrix} x(1-x) & -xy \\ -xy & y(1-y) \end{pmatrix}$$

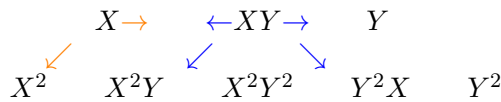
We have to calculate $d(X_t^n Y_t^k)$ with Itô's formula :

$$\begin{aligned}
d(X_t^n Y_t^k) &= (m_t(p_t^x - X_t) + X_t(s_t^x - X_t s_t^x - Y_t s_t^y)) n X_t^{n-1} Y_t^k dt \\
&\quad + (m_t(p_t^y - Y_t) + Y_t(s_t^y - X_t s_t^x - Y_t s_t^y)) k X_t^n Y_t^{k-1} dt \\
&\quad + n(n-1)(1-X_t)X_t^{n-1}Y_t^k + k(k-1)(1-Y_t)X_t^n Y_t^{k-1} dt \\
&\quad - 2nkX_t^n Y_t^k dt + d\mathcal{M}_t \\
&= X_t^{n-1} Y_t^k n(m_t p_t^x + n-1) dt \\
&\quad + X_t^n Y_t^{k-1} k(m_t p_t^y + k-1) dt \\
&\quad + X_t^n Y_t^k (-m_t(n+k) - 2kn - k(k-1) - n(n-1) + ns_t^x + ks_t^y) dt \\
&\quad - X_t^{n+1} Y_t^k s_t^x (n+k) dt \\
&\quad - X_t^n Y_t^{k+1} s_t^y (n+k) dt \\
&\quad + d\mathcal{M}_t
\end{aligned} \tag{15}$$

here \mathcal{M}_t is a martingale. Then $dE[X_t^n Y_t^k]$ is expressed in terms of 4 other quantities which complicates the one dimensional calculations. Moreover we must define what are the neglected expectations on which we will make an approximation, that is how to close the system. We can decide we make an approximation to the order N then that we neglect all the terms of higher order in the expression of $dE[X_t^n Y_t^k]$ where $\max(n, k) = N$.

Suppose we want to get the expectation up to order N we need exactly $\sum_{k=1}^N 2k+1$ quantities. And so the size of the approaching differential linear system will be of order $(N+1)^2$.

The following figure represents the complexity of the problem, for example $dE[X_t Y_t]$ is expressed as a function of the expectations of the quantities to which the blue arrows point.



Algorithmically it is not very difficult to build the matrix approaching the expectations of the diffusion. We must begin by giving a vector composed of the different expectation of size $(N+1)^2$. For that, let us define an application that transforms the expectation of order (n, k) that is to say $E[X_t^n Y_t^k]$ into an integer which corresponds to its coordinate in the expectation vector. Next we build the matrix A_{N^2} as in the case of two species from the coefficients calculated in 15. We consider as error each expectation (n, k) with $\max(n, k) > N$ in the Itô formula. So that the error is composed of $2N+1$ terms. And the approximation boils down to solving numerically a linear system. As an example consider the case $N=1$, we therefore involve four expectations which are $E[X^n Y^k], k, n \in \{0, 1\}$. The order imposed by ϕ is therefore $(1, E[X], E[Y], E[XY])$. Three terms compose the error: $E[s_t^x X^2], E[s_t^y Y^2], 2E[(s_t^x + s_t^y)XY^2]$. We can also, as in the case of

two species, prove the convergence of this algorithm by following exactly the same pattern as in the one species case. The renormalizing coefficients of the expectation (n, k) then become $\frac{(s_t^x)^n (s_t^y)^k}{(n-1)!(k-1)!}$. It can similarly be shown that the error is at most of the order of $\frac{N^2 \max(s_t^x, s_t^y)^N}{(N-1)!}$.

The extension to a larger number is straightforward and will entail an error of the order $\frac{N^{\frac{S}{2}+2} \|s_t\|_\infty^N}{N!}$, and it will still be reasonable but requires computations of a system of size N^S which may be prohibitive for large S .

Numerical applications. We can easily program such an algorithm and check that the results obtained are in agreement with quantities obtained by Monte Carlo method. See following figures:

Basic example

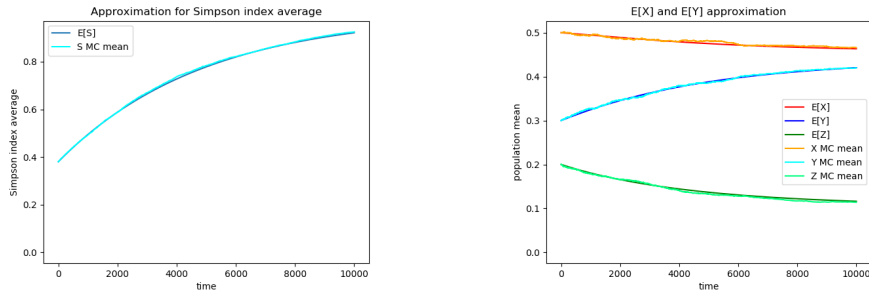


FIGURE 8. On the left hand side expectation of the Simpson index and Monte Carlo mean, and on the right hand side expectations of each species and their Monte Carlo means

We consider here a case with no immigration and constant selection parameter. The number of simulated trajectories for MC mean is 1000, $J = 1000$, $m = 0$, $X_0 = 0.5$, $Y_0 = 0.3$, $s_y = 2$, $s_x = 1$, the size of the approaching linear system is 144. Figure 8 plots approximate values of $\mathbb{E}[\mathcal{S}_t]$ and $\mathbb{E}[X_t]$ by the precedent method from the approximation in large population and by MC method from the discrete model.

Time dependent parameter case

In this second example, we consider once again a case without immigration and time dependent selection parameter. The number of simulated trajectories for MC mean is 1000, $J = 1000$, $m = 0$, $X_0 = 0.5$, $Y_0 = 0.3$, $s_y = 2$, s_x is piecewise constant taking two values 4 and -4 at regular time intervals, the size of the approaching linear system is 144. Figure 9 plot the approximate values of $\mathbb{E}[\mathcal{S}_t]$ and $\mathbb{E}[X_t]$ by the precedent method from the approximation in large population and by MC method from the discrete model.

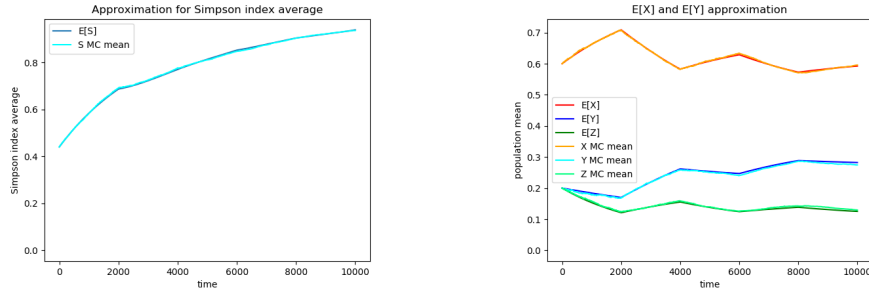


FIGURE 9. Left hand side Simpson index, right hand with the expectations of the three species.

5.2. When the selection is a diffusion. In the third Section we gave a method to get the moments of X_t , and thus $\mathbb{E}(\mathcal{S}_t)$ for a time dependent immigration/selection parameter. If these parameters are random but autonomous, it gives a way to approximate the expectation of the Simpson index by doing a Monte Carlo mean with respect to the environment, passing from quenched to annealed. It would be however more interesting to evaluate directly the expectation of the Simpson index without further Monte Carlo simulations. It seems quite impossible to give a general algorithm for every environment but we will give in this section an efficient approximation method in a particular case. We consider for the selection parameter s_t a rescaled Wright-Fisher diffusion, whose leading Brownian motion is independent of the one leading the SDE for the species evolution. This choice assures us that s_t is a diffusion evolving in a bounded set and the choice of the different parameters leads to a wide choice of a Moran process with immigration.

5.2.1. The expectation approximation.

Let us just give first the diffusion approximation result for this particular case, whose proof is even simpler as it relies on usual approximation diffusion for Markov chains.

Theorem 15. *Assume that $(v_n^J)_{n \in \mathbb{N}}$ is a Moran process without selection with size J and the parameters m^s et p^s . Let c and b two constants, and define the selection parameter as $s_n^J = cv_n^J - b \quad \forall n \in \mathbb{N}$. Assume moreover, that $(X_n)_{n > 0}$ follow a Moran process with size J and parameters $(m_n)_{n \in \mathbb{N}}$, $(p_n)_{n \in \mathbb{N}}$ and $(s_n^J)_{n \in \mathbb{N}}$ describe in the first part. Let U_n^J be the process having for coordinates X_n^J et v_n^J .*

Then when J goes to infinity, the process $U_{t,J}^J$ converges in law to the process U_t which coordinates are solutions of the following stochastic differential equation:

$$\begin{pmatrix} dX_t \\ dv_t \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m'_t(p_t - X_t) + s'_t X_t(1 - X_t) \\ m_t^s(p_t^s - v_t) \end{pmatrix} dt + \begin{pmatrix} \sqrt{2X_t(1 - X_t)} \\ \sqrt{2v_t(1 - v_t)} \end{pmatrix} dB_t \quad (16)$$

where $s'_t = \frac{s_t}{J} = cv_t - b$, $m'_t = \frac{m_t}{J}$, $m_t^s = \frac{m_t^s}{J}$.

To approach the expectation of U_t we use the method describe previously for three species, here v play the same role as a third species. However the dynamics is not exactly the same, the Itô formula gives us:

$$\begin{aligned}
 d(X_t^n v_t^k) = & X_t^{n-1} v_t^k n (m'_t p_t + n - 1) dt \\
 & + X_t^n v_t^{k-1} k (m_t^s p_t^s + k - 1) dt \\
 & + X_t^n v_t^k (- (m'_t + b)n - km_t^s - k(k - 1) - n(n - 1)) dt \\
 & + X_t^{n+1} v_t^k n b dt \\
 & + X_t^n v_t^{k+1} c n dt \\
 & - X_t^{n+1} v_t^{k+1} n c dt \\
 & + d\mathcal{M}_t
 \end{aligned}
 \tag{17}$$

$$\tag{18}$$

with \mathcal{M}_t a martingale. Then as previously we close our system, for a given N , and to do so to neglect all the terms of higher order in the expression of $d\mathbb{E}[X_t^n v_t^k]$ where $\max(n, k) = N$. And now the algorithm is able to calculate all the expectations of the form $\mathbb{E}[X_t^n v_t^k]$ and so obtain the expectation of the Simpson index. The proof follows the same pattern. The renormalizing coefficients of the expectation (n, k) in the proof allow to control the eigenvalues of the matrix thanks to the Gershgorin disks as before. Many choices are possible and we take here the coefficient $\frac{1}{\sqrt[4]{n!k!}}$. This choice leads to a convergence speed at most of the order of $\frac{N^2}{\sqrt[4]{N!}}$.

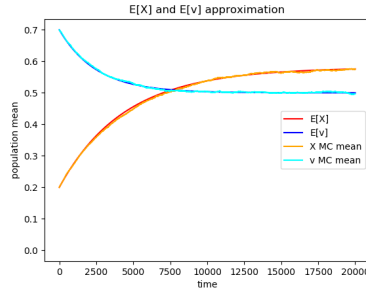


FIGURE 10. Are plotted the approximate values of $\mathbb{E}[v_t]$ and $\mathbb{E}[X_t]$ by the precedent method from the approximation in large population and by MC method from the discrete model. The number of simulated trajectories for MC mean is 5000, $J = 1000$, $X_0 = 0.2$, $v_0 = 0.7$, $m^s = 4$, $m = 2$, $p = p^s = 0.5$, $c = 3$, $b = 0.5$ the size of the approaching linear system is 144

5.2.2. Comparison with the neutral model.

In this part we compare the case where s is "neutral on average", to the neutral case with $s = 0$. Thanks to the previous method one can for example calculate the average Simpson index in the case where the selection expectation is 0. For it let's take $p^s = 1/2$, $v_0 = 1/2$ (this enforces $c = -2b$). The following figures show the results:

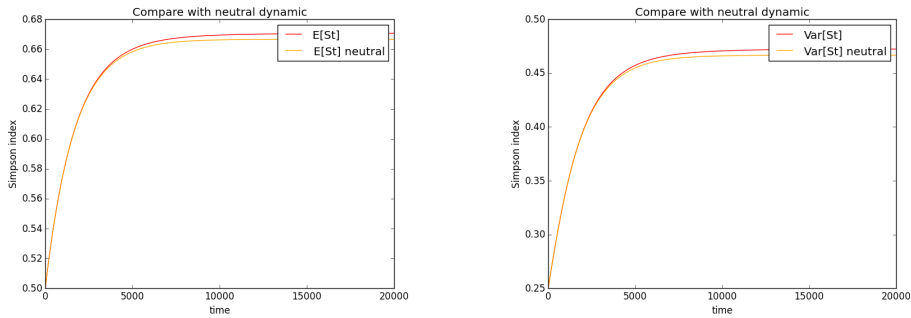


FIGURE 11. Comparison with neutral case. Approximate values of $\mathbb{E}[\mathcal{S}_t]$ and $\mathbb{E}[X_t]$ by the precedent method from the approximation in large population $X_0 = 0.5$, $m^s = 1$, $m = 2$, $p = 0.5$, $c = 3$, size of the approaching linear system is 144

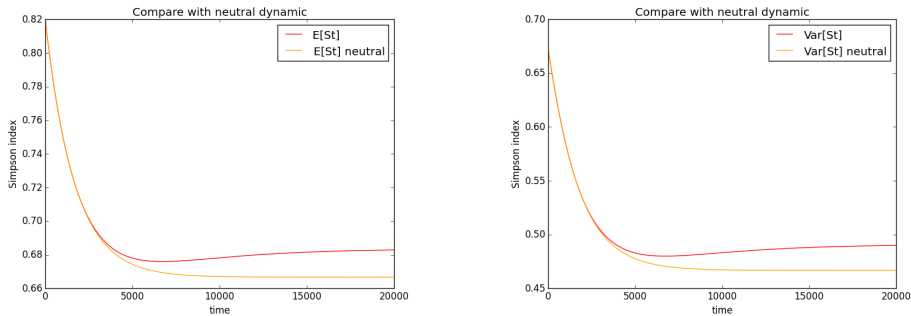


FIGURE 12. Comparison with the neutral case. Approximate values of $\mathbb{E}[\mathcal{S}_t]$ and $\mathbb{E}[X_t]$ by the precedent method from the approximation in large population $X_0 = 0.1$, $m^s = 0.5$, $m = 2$, $p = 0.5$, $c = 5$, size of the approaching linear system is 144.

We thus see that a selection even if neutral in mean, involves deeper mechanism which lead to a different behaviour than the neutral one. Of course the Simpson index involves not only the expectation of one species but also the moment of order two.

5.3. Effect of selection on increase of biodiversity.

We have already seen in the case of two species that selection alone could contribute to the decrease of the average Simpson index in the absence of immigration. There was however a threshold for s under which such a phenomenon could not occur. We sort of generalize it here to any number of species.

Proposition 16. *Note as previously $S+1$ the number of species in the community with s_i the selection parameter for species i . Then if all $\|s_i\|_\infty$ are less than $\frac{1}{2}$ the Simpson index is increasing to 1 in the absence of immigration. In other words, the selection can not be the source of the diversity increasing.*

Proof. Assume all the $s_t^i, \forall t$ are between α and $-\alpha$. First write:

$$\begin{aligned} 1 - \mathcal{S}_t &= 2 \sum_{i=1}^S X_t^i (1 - X_t^i) - \sum_{j \neq i} X_t^i X_t^j \\ &= \sum_{i=1}^S X_t^i (1 - X_t^i) + \sum_{i=1}^S X_t^i (1 - \sum_{i=1}^S X_t^i) \\ &= \sum_{i=1}^{S+1} X_t^i (1 - X_t^i) \end{aligned}$$

Then,

$$\begin{aligned} d\mathbb{E}[\mathcal{S}_t] &= 2\mathbb{E}[1 - \mathcal{S}_t] - 2\mathbb{E}\left[\sum_{i=1}^S s_t^i X_t^i (\mathcal{S}_t - X_t^i)\right] dt \\ &= 2\mathbb{E}\left[1 - \mathcal{S}_t - \sum_{i=1}^S s_t^i X_t^i (\mathcal{S}_t - 1) - \sum_{i=1}^S s_t^i X_t^i (1 - X_t^i)\right] dt \\ &\geq 2\mathbb{E}\left[1 - \mathcal{S}_t - \sum_{i=1}^S s_t^i X_t^i (\mathcal{S}_t - 1) - \alpha \sum_{i=1}^S X_t^i (1 - X_t^i)\right] dt \\ &\geq 2\mathbb{E}\left[(1 - \mathcal{S}_t) \left(1 + \sum_{i=1}^S s_t^i X_t^i\right) - \alpha \sum_{i=1}^S X_t^i (1 - X_t^i)\right] dt \\ &\geq 2\mathbb{E}\left[(1 - \mathcal{S}_t) \left(1 - \alpha + \sum_{i=1}^S s_t^i X_t^i\right) + \alpha \sum_{i=1}^S X_t^i \left(1 - \sum_{i=1}^S X_t^i\right)\right] dt \\ &\geq 2\mathbb{E}\left[(1 - \mathcal{S}_t) \left(1 - \alpha + \sum_{i=1}^S s_t^i X_t^i\right)\right] dt \\ &\geq 2\mathbb{E}\left[(1 - \mathcal{S}_t) (1 - 2\alpha)\right] dt \end{aligned}$$

and so if $\forall i, \alpha \leq \frac{1}{2}$, $d\mathbb{E}[\mathcal{S}_t] \geq 0$ and $\mathbb{E}[\mathcal{S}_t]$ is increasing.

Moreover for $\alpha > 0$, we solve previous inequality and so it exists a constant K such as $E[\mathcal{S}_t] \geq 1 + Ke^{-(1-2\alpha)t}$. We conclude \mathcal{S}_t tends to 1 when t goes to infinity. And this conclude the proof. \square

Remark that this bound is certainly not optimal, as the two species case indicates but true for each S .

5.4. Long time behaviour.

We will once again assume in this part s, m, p are constants. If $m = 0$ then a species will still invade the community definitively. On the other hand, if $m \neq 0$, the law of the vector of abundance, converges in a long time to a unique invariant measure. Consider the generator of the diffusion (16) which is the generator of the Wright-Fisher diffusion with selection and mutation:

$$\mathcal{L}f(x) = \sum_{i,j=1}^S x^i (\delta_{i,j} - x^j) \frac{\partial^2 f(x)}{\partial x^i \partial x^j} + \sum_{i=1}^S \left(m(p^i - x^i) + x^i \left(s^i - \sum_{i=1}^S x^i s^i \right) \right) \frac{\partial f(x)}{\partial x^i}$$

A reversible and stationary measure for the diffusion (16) is given by (see for example [Ethier and Kurtz \[1981\]](#); [Griffiths \[1979\]](#); [Wright \[1978\]](#)):

$$\pi_S(dx) = C \times \exp \left(\sum_{i,j=1}^{S+1} s^i x^i x^j \right) \times (x^1)^{mp^{1-1}} \times \dots \times (x^{S+1})^{mp^{S+1-1}} dx_1 \dots dx_S$$

Where $x^{S+1} = 1 - \sum_{i=1}^S x^i$ and $p^{S+1} = 1 - \sum_{i=1}^S p^i$, $s^{S+1} = 0$. C is a constant just like $\int \pi_S(dx) = 1$.

Of course, when s and m are time dependent, periodic for example, an invariant measure will not exist. The next figure presents the approximate values of $\mathbb{E}[\mathcal{S}_t]$ and $\mathbb{E}[X_t^i]$ for i in $\{1, 2, 3\}$ by the precedent method from the approximation in large population and by Monte Carlo method from the discret model. The number of simulated trajectories for Monte Carlo mean is 5000, $J = 500$, m is a time dependant piecewise process, it takes alternatively the values of 3 and 0 at regular time intervals. $X_0 = 0.5$, $p_x = 0.33$, $Y_0 = 0.3$, $p_y = 0.33$, s_y et s_x are Markovian jump processes, the size of the approaching linear system is 144.

Concerning the long time behaviour, we may once again refer to [Shimakura \[1977\]](#) for the spectral gap which is $e^{(S+1) \sum_1^{S+1} s^i} / m$ by Holley-Stroock's perturbation argument. Unfortunately, it is not possible to refine this argument as there is no Hardy's type inequalities in this case. Once again it is also possible to derive a logarithmic Sobolev inequality, and thus convergence in entropy (and total variation) but constants are less explicit.

6. PROOFS

In this section we gather the proofs, technical or more or less well known.

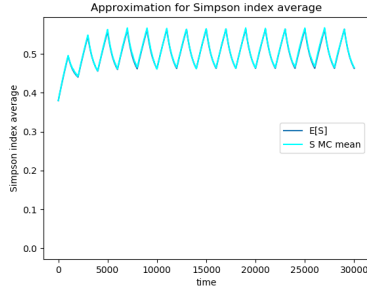


FIGURE 13. $\mathbb{E}[\mathcal{S}_t]$

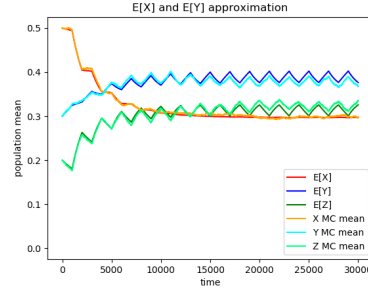


FIGURE 14. $\mathbb{E}[X_t], \mathbb{E}[Y_t]$

6.1. Proof of the diffusion approximation, Theorem 1.

In the following proof we'll get back to a martingale problems. All the results used in this section can be found in [W.Stroock and Varadhan \[1997\]](#) p267-272.

For the sake of clarity, assume that $m = 0$, and that $S = 1$.

The multidimensional case is treated exactly the same way.

We can put $h = \frac{1}{J^2}$ and U means here (x, s) where $x \in E_x$ and $s \in E_s$.

Let $a(U) = x(1-x)$, $b(U) = sx(1-x)$ and $L_x f(U) = b(U) \times \frac{\partial f}{\partial x}(U) + a(U) \times \frac{\partial^2 f}{\partial x^2}(U)$ the generator of the SDFE (16) and $L_s f(U) = \sum_{y \in E_s} Q_{s,y} f(x, y)$ the

generator of a Markovian jump process applied to a function depending of the population variable. For $\Gamma \in E$, we define for $k \in \mathbb{N}$, $t \in [\frac{k}{J^2}, \frac{k+1}{J^2}[$, $\pi_J(U_t, \Gamma) = \pi_J(U_{\frac{k}{J^2}}, \Gamma) = \mathbb{P}(U_{\frac{k+1}{J^2}}^J \in \Gamma | U_{\frac{k}{J^2}}^J)$. Let's start with the following lemma

Lemma 17. ([W.Stroock and Varadhan \[1997\]](#) p268)

Let f be a C^∞ function, $U = (x, s) \in E_x \times E_s$, note $A_J f(U) = \int_E f(y) - f(U) d\pi_J(U, dy)$ then $J^2 A_J f$ converges uniformly to $L_x f + L_s f$

Proof.

$$\begin{aligned}
 A_J f(U) &= \int_E f(y) - f(U) d\pi_J(U, dy) = \int_E f(z, w) - f(x, s) d\pi_J(U = (x, s), dy) \\
 &= \int_E f(z, w) - f(x, s) d\pi_J(U, dy) \\
 &= \int_E f(z, w) - f(x, w) + f(x, w) - f(x, s) d\pi_J(U, dy) \\
 &= \int_E f(z, w) - f(x, w) d\pi_J(U, dy) + \int_E f(x, w) - f(x, s) d\pi_J(U, dy) \\
 &= \int_E f(z, w) - f(x, w) d\pi_J(U, dy) + \sum_{w \in E_s} f(x, w) - f(x, s) P_J^i(x, y, h).
 \end{aligned}$$

Via Taylor's formula, we obtain

$$\begin{aligned}
 \int_E f(z, w) - f(x, w) d\pi_J(U, dy) &= \mathbb{E}[f(X_{t+h}, s_{t+h}) - f(x, s_{t+h}) | U_t = (x, s)] \\
 &= \frac{\partial f}{\partial x}(x, s) \mathbb{E}[X_{t+h} - x | U_t] + \frac{\partial^2 f}{2\partial x^2}(x, s) \mathbb{E}[(X_{t+h} - x)^2 | U_t] \\
 &+ \frac{\partial^2 f}{\partial x \partial s}(x, s) \mathbb{E}[X_{t+h} - x | U_t] \mathbb{E}[s_{t+h} - s | U_t] + O(\mathbb{E}[\|U_{t+h} - U_t\|^3 | U_t]).
 \end{aligned}$$

we give the limits of the previous quantities,

- $\limsup_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h} \mathbb{E}[X_{t+h}^J - x | U_t^J] = b(x, s)$ by the second propriety (??),
- $\limsup_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h} \mathbb{E}[(X_{t+h}^J - x)^2 | U_t^J] = a(x, s)$ by the second propriety (??),
- $\limsup_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h} \mathbb{E}[X_{t+h}^J - x | U_t^J] \mathbb{E}[s_{t+h}^J - s | U_t^J] = 0$ because

$$\begin{aligned}
 |\mathbb{E}[s_{t+h}^J - s | U_t^J]| &= \left| \sum_{w \in E_s} (w - s_t) P_J^i(s_t, w, h) \right| \\
 &\leq \max_{x, y \in E_s} |x - y| \sum_{w \in E_s / s_t} P_J^i(s_t, w, h),
 \end{aligned}$$

- $\limsup_{h \rightarrow 0} \mathbb{E}[\|U_{t+h}^J - U\|^3 | U_t^J] = 0$ because $\int_E \sup_{i \leq S} |y_i - u_i|^3 \pi_J(U, dy) \rightarrow 0$ and by the previous point.

Then, going to the limit in the previous expression,

$$\begin{aligned}
 &\limsup_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h} |A_J f(U) - L_x f(U) - L_s f(U)| \\
 &\leq \limsup_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h} \left| \int_E f(z, w) - f(x, w) d\pi_J(U, dy) - L_x f(U) \right| \\
 &\quad + \limsup_{h \rightarrow 0} \frac{1}{h} \left| \sum_{w \in E_s} (f(x, w) - f(x, s)) P_J^i(x, y, h) - L_s f(U) \right| \\
 &= 0
 \end{aligned}$$

And this expression conclude the proof. □

Now let f be \mathcal{C}^∞ , then

$$\begin{aligned} \mathbb{E}_U[f(U_t^J)] &= f(U) + \mathbb{E}_U \left[\sum_{k=1}^{|tJ^2|-1} \mathbb{E}[f(U_{(k+1)h}^J) - f(U_{kh}^J)|U_{kh}^J] \right] \\ &= f(U) + \mathbb{E}_U \left[\sum_{k=1}^{|tJ^2|-1} A_J f(U_{kh}) \right] \\ &= f(U) + \mathbb{E}_U \left[\sum_{k=1}^{|tJ^2|-1} \frac{h}{h} A_J f(U_{kh}) \right] \end{aligned}$$

and so

$$\mathbb{E}_U[f(U_{t+h}^J) - f(U) - \sum_{k=1}^{|tJ^2|-1} \frac{h}{h} A_J f(U_{kh})] = 0$$

i.e $f(U_t^J) - f(U) - \sum_{k=1}^{|tJ^2|-1} \frac{h}{h} A_J f(U_{kh})$ is a martingale for π_J .

Moreover, note the sum is a Riemann sum and the previous lemma ensures when J tends to infinity the convergence of

$$f(U_t^J) - f(U) - \sum_{k=1}^{|tJ^2|-1} \frac{h}{h} A_J f(U_{kh})$$

towards

$$f(U_t) - f(U) - \int_0^t L_x f(U_s) + L_s f(U_s) ds.$$

We need now to find a probability measure on the Borel sets of the canonical space $\mathcal{C}([0, 1], \mathbb{R})$ verifying the martingale problem for $L_x + L_s$.

Let $\mathcal{C}([0, 1], \mathbb{R})$ be set of continuous function on $[0, 1]$ to \mathbb{R} and let denote by \mathcal{B} the Borel sets of $\mathcal{C}([0, 1], \mathbb{R})$. Let us show now that π_J admits an adherent value in the space of probability measure on \mathcal{B} with the norm

$$\|\pi_J\| = \sup_{f \in \mathcal{C}} \frac{|\int f d\pi_J|}{|f|_\infty}$$

(which is a norm since the π_J are supported in $[0, 1]$).

Let note $\pi_J f = \int_E f d\pi_J$.

Let $(f_n)_\mathbb{N}$ be a dense sequence in $\mathcal{C}([0, 1], \mathbb{R})$ then $(\pi_J f_n)_J$ is a sequence of \mathbb{R} having an adherence value in \mathbb{R} because it is uniformly bounded by $|f_n|_\infty$. Then by diagonal extraction, eventually for a subsequence, $\pi_J f_n$ converges to a certain ϕ_{f_n} in \mathbb{R} for all n . And by the uniformly continuous extension theorem, we define ϕ_f for all f of $\mathcal{C}([0, 1], \mathbb{R})$. And since ϕ_f is a linear form,

the Riesz-Markov theorem ensures the existence of a unique measure μ such that $\int f d\mu = \phi_f$. Since this is true for all $f \in \mathcal{C}$, by considering the constant function equal to 1, we find $\mu(\Omega) = 1$ and μ is a probability. The convergence of $\|\pi_J - \mu\|$ to 0 is then immediate in view of the chosen norm.

Thus our sequence π_J admits an accumulation point. So, there is at least one π and one X process that satisfy the martingale problem associated with $L_x + L_s$.

And so π verifies $\int f(U_t) - f(U) - \int_0^t L_x f(U_s) + L_s f(U_s) ds d\pi(U, U_t) = 0$. So it exist at least a solution to the martingale problem for $L_x + L_s$.

If the uniqueness of this martingale problem is verified then the process converges in law to the diffusion process (our $(X_t)_{t>0}$) defined by a , b and thus and s the jump process of generator Q , since they are both solutions of the same problem of martingale. The proof of uniqueness is quite standard, following Ethier [Ethier \[1976\]](#) when s , m , p constant. A straightforward modification allows to obtain the result for s , m , p random.

6.2. Proof of Lemma 10.

Proof. Assume that $t_0 = \inf\{t, \mathbb{P}_x(T_1 < t) > 0\} > 0$.

t_0 is well defined. Remark that $\mathbb{E}[X_t]$ is constant in time because X_t is a bounded martingale. Then $0 < x = \lim_{t \rightarrow \infty} \mathbb{E}[X_t] = 1 \times \mathbb{P}_x(T_1 < T_0) + 0$.

Moreover $\mathbb{E}_x[T_{1,0}] < \infty$, indeed see proposition 9 with $s = 0$, and so $\mathbb{P}_x(T_1 < \infty) > 0$. Then, let $\Delta_t > 0$ be such that $t_0 - 2\Delta_t > 0$. We will show then that there is y such that $\mathbb{P}_y(T_1 < \Delta_t) > 0$.

If that was not the case then $\forall y \in [0, 1], \mathbb{P}_y(T_1 < \Delta_t) = 0$ and

$$\begin{aligned} \mathbb{P}_x(T_1 < t_0) &= \mathbb{E}_x[\mathbf{1}_{T_1 < t_0}] = \mathbb{E}_x[\mathbf{1}_{T_1 < t_0} \times (\mathbf{1}_{T_1 < \Delta_t} + \mathbf{1}_{T_1 > \Delta_t})] \\ &= \mathbb{E}_x[\mathbf{1}_{T_1 < \Delta_t}] + \mathbb{E}_x[\mathbf{1}_{T_1 < t_0} \times \mathbf{1}_{T_1 > \Delta_t}] \\ &= \mathbb{E}_x[\mathbf{1}_{T_1 < t_0} \times \mathbf{1}_{T_1 > \Delta_t}] = \mathbb{E}_x[\mathbf{1}_{T_1 > \Delta_t} E[\mathbf{1}_{T_1 < t_0} | X_{\Delta_t}]] \\ &= \mathbb{E}_x[\mathbf{1}_{T_1 > \Delta_t} \times \mathbb{P}_{X_{\Delta_t}}(T_1 < t_0 - \Delta_t)] \\ &= \mathbb{E}_x[\mathbf{1}_{T_1 > \Delta_t} \mathbb{E}_{X_{\Delta_t}}[\mathbf{1}_{T_1 > \Delta_t} \cdots \mathbb{E}_{X_{n\Delta_t}}[\mathbf{1}_{T_1 > \Delta_t} \\ &\quad \times \mathbb{P}_{(n+1)\Delta_t}(T_1 < t_0 - (n+1)\Delta_t)]]]. \end{aligned}$$

Let us choose n such that $t_0 - (n+1)\Delta_t < \Delta_t$. Then $\mathbf{1}_{T_1 > \Delta_t} \times \mathbb{P}_{(n+1)\Delta_t}(T_1 < t_0 - (n+1)\Delta_t) \leq \mathbf{1}_{T_1 > \Delta_t} \mathbb{P}_{(n+1)\Delta_t}(T_1 < \Delta_t) = 0$ and $\mathbb{P}_x(T_1 < t_0) = 0$ which is contrary to the assumptions. Now, we show that $\mathbb{P}_x(T_1 < t_0 - \Delta_t) > 0$:

$$\begin{aligned}
 \mathbb{P}_x(T_1 < t_0 - \Delta_t) &= \mathbb{E}_x[\mathbb{1}_{T_1 < t_0 - \Delta_t} \times (\mathbb{1}_{T_y < t_0 - 2\Delta_t} + \mathbb{1}_{T_y > t_0 - 2\Delta_t})] \\
 &\geq \mathbb{E}_x[\mathbb{1}_{T_1 < t_0 - \Delta_t} \times \mathbb{1}_{T_y < t_0 - 2\Delta_t}] \\
 &\geq \mathbb{E}_x[\mathbb{1}_{T_y < t_0 - 2\Delta_t} \mathbb{E}_y[\mathbb{1}_{T_1 < t_0 - \Delta_t} | T_y]] \\
 &\geq \mathbb{E}_x[\mathbb{1}_{T_y < t_0 - 2\Delta_t} \mathbb{P}_y(T_1 < t_0 - \Delta_t - T_y)] \\
 &\geq \mathbb{E}_x[\mathbb{1}_{T_y < t_0 - 2\Delta_t} \mathbb{P}_y(T_1 < \Delta_t)] \\
 &\geq \mathbb{P}_x(T_y < t_0 - 2\Delta_t) \times \mathbb{P}_y(T_1 < \Delta_t).
 \end{aligned}$$

But we know that $\mathbb{P}_y(T_1 < \Delta_t) > 0$ by the previous calculation and the local uniform ellipticity of diffusion also ensures us that $\mathbb{P}_x(T_y < t_0 - 2\Delta_t) > 0$. So we obtain $\mathbb{P}_x(T_1 < t_0 - \Delta_t) > 0$ which is contrary to the fact that $t_0 > 0$. So $\forall t > 0, \mathbb{P}_x(T_1 < t) > 0$ which concludes the proof of the lemma. \square

6.3. Proof of Proposition 12.

Let us consider the speed measure and the scale function as in Feller [Feller \[1954\]](#) and $a \in]0, 1[$.

$$\begin{aligned}
 m(y) &= \frac{1}{2y(1-y)} \exp\left(\int_a^y s + \frac{m(p-x)}{x(1-x)} dx\right) \quad (\text{speed measure}) \\
 &= c \times y^{mp-1} \times (1-y)^{m(1-p)-1} \times \exp(sy), \quad c \in \mathbb{R} \\
 \mu(t) &= \int_a^t \exp\left(-\int_a^y s + \frac{m(p-x)}{x(1-x)} dx\right) dy \quad (\text{scale function}) \\
 &= c' \int_a^t y^{-mp} \times (1-y)^{-m(1-p)} \times \exp(-sy) dy, \quad c' \in \mathbb{R}.
 \end{aligned}$$

Then 1 is reachable if and only if $\mu(1) < \infty$ and $\int_{\frac{1}{2}}^1 \mu(1) - \mu(y)m(y) dy < \infty$. It is easily seen that $\mu(1) < \infty$ if and only if $m(1-p) < 1$. Next, $\int_{\frac{1}{2}}^1 (\mu(1) - \mu(y)m(y)) dy < \infty$ if and only if $\mu(1) - \int \mu(y)m(y)$ is integrable on a neighborhood of 1. But

$$\begin{aligned}
 \mu(1) - \mu(y)m(y) &\leq \int_y^1 x^{-mp} (1-x)^{-m(1-p)} y^{mp-1} (1-y)^{m(1-p)-1} e^{sy-sx} dx \\
 &\leq \tilde{c} \int_y^1 (1-x)^{-m(1-p)} dx \times (1-y)^{m(1-p)-1} \frac{1}{y} \\
 &\leq \frac{\tilde{c}}{y},
 \end{aligned}$$

for some constant \tilde{c} . This quantity is well defined and integrable on a neighborhood of 1. So 1 is reachable if and only if $m(1-p) < 1$.

Now if $m(1-p) \leq 1$, 1 is not reachable, it is regular (reflective barriers) if and only if $m(y)$ is integrable. It is indeed the case here, $-1 < m(1-p) - 1 \leq 0$. Of course the same holds for 0.

7. RÉFÉRENCES

- Ané, C., Blachère, S., Chafaï, D., Fougères, P., Gentil, I., Malrieu, F., Roberto, C., and Scheffer, G. (2000). *Sur les inégalités de Sobolev logarithmiques*, volume 10 of *Panoramas et Synthèses [Panoramas and Syntheses]*. Société Mathématique de France, Paris. With a preface by Dominique Bakry and Michel Ledoux. [22](#)
- Bakry, D., Cattiaux, P., and Guillin, A. (2008). Rate of convergence for ergodic continuous Markov processes: Lyapunov versus Poincaré. *J. Funct. Anal.*, 254(3):727–759. [23](#)
- Chisholm, R., Condit, R., Rahman, K., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Chen, Y.-Y., Chuyong, G., Dattaraja, H., Davies, S., Ewango, C., et al. (2014). Temporal variability of forest communities: empirical estimates of population change in 4000 tree species. *Ecology letters*, 17(7):855–865. [1](#)
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R., Núñez, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., et al. (2002). Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295(5555):666–669. [1](#)
- Coron, C., Méléard, S., and Villemonais, D. (2018). Impact of demography on extinction/fixation events. To appear in *Journal of Mathematical Biology*. [2](#), [19](#)
- Danino, M., Kessler, D., and Shnerb, N. (2018). Stability of two-species communities: drift, environmental stochasticity, storage effect and selection. *Theoretical population biology*, 119:57–71. [2](#)
- Danino, M. and Shnerb, N. (2018a). Fixation and absorption in a fluctuating environment. *Journal of theoretical biology*, 441:84–92. [2](#)
- Danino, M. and Shnerb, N. (2018b). Theory of time-averaged neutral dynamics with environmental stochasticity. *Physical Review E*, 97(4):042406. [2](#)
- Danino, M., Shnerb, N., Azaele, S., Kunin, W., and Kessler, D. (2016). The effect of environmental stochasticity on species richness in neutral communities. *Journal of Theoretical biology*, 409:155–164. [2](#)
- Depperschmidt, A., Greven, A., , and Pfaelhuber, P. (2012). Tree-valued fleming-viot dynamics with mutation and selection. *Ann. Appl. Probab.*, (22):2560–2615. [2](#)
- Ethier, S. (1976). A class of degenerate diffusion processes occurring in population genetics. *Comm. Pure Appl. Math.*, 29:483–493. [34](#)
- Ethier, S. and Kurtz, T. (1981). The infinitely many neutral alleles diffusion model. *Adv. Appl. Prob.*, (13):429–452. [30](#)
- Etienne, R. (2005). A new sampling formula for neutral biodiversity. *Ecology letters*, 8(3):253–260. [1](#)
- Etienne, R. and Olf, H. (2004). A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory. *Ecology Letters*, 7(3):170–175. [2](#)
- Ewens, W. and Warren, J. (2004). *Mathematical population genetics. I*, volume 27 of *Interdisciplinary Applied Mathematics*. Springer-Verlag, New York, second edition. Theoretical introduction. [1](#)

- Feller, W. (1952). The parabolic differential equations and the associated semigroups of transformation. *Ann.Math*, 55:468–519. [20](#)
- Feller, W. (1954). Diffusion processes in one dimension. *Trans.Am.Math.soc*, 77:1–30. [20](#), [35](#)
- Fung, T., O’Dwyer, J., and Chisholm, R. (2017a). Species-abundance distributions under colored environmental noise. *J. Math. Biol.*, 74(1-2):289–311. [1](#)
- Fung, T., O’Dwyer, J., and Chisholm, R. (2017b). Species-abundance distributions under colored environmental noise. *Journal of mathematical biology*, 74(1-2):289–311. [2](#)
- Gackou, G., Guillin, A., and Personne, A. (2018). When can the discrete moran process be replaced by wright-fisher diffusion? arXiv:1905.04040 [math.PR]. [7](#)
- Gerschgorin, S. (1931). Über die abgrenzung der eigenwerte einer matrix. *Izvestija Akademii Nauk SSSR, Serija Matematika*, 7(3):749–754. [14](#)
- Goel, N. and Richter-Dyn, N. (1st January 1974). *Stochastic Models in Biology*. Academic Press. [18](#)
- Grieshammer, M. (2018). Genealogical distance under selection. [2](#), [3](#)
- Griffiths, R. (1979). On the distribution of allele frequencies in a diffusion model. *Theor. Pop.Biol.*, (15):140–158. [3](#), [30](#)
- Griffiths, R. and Tavaré, S. (1994). Sampling theory for neutral alleles in a varying environment. *Philos.Trans.R.Soc.London*, (344):403–410. [2](#), [3](#)
- Hubbell, S. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Springer, Princeton University Press, Princeton, NJ. [1](#), [5](#)
- Jabot, F. and Chave, J. (2009). Inferring the parameters of the neutral theory of biodiversity using phylogenetic information and implications for tropical forests. *Ecology letters*, 12(3):239–248. [1](#)
- Jabot, F. and Lohier, T. (2016). Non-random correlation of species dynamics in tropical tree communities. *Oikos*, 125(12):1733–1742. [2](#)
- Kalyuzhny, M., Kadmon, R., and Shnerb, N. (2015). A neutral theory with environmental stochasticity explains static and dynamic properties of ecological communities. *Ecology letters*, 18(6):572–580. [2](#), [3](#), [5](#)
- Karlin, S. (196b). Equilibrium behavior of population genetic models with non-random mating: Part ii: Pedigrees, homozygosity and stochastic models. *Journal of Applied Probability*,, 5:487–566. [2](#)
- Kimura, M. (1954). Process leading to quasi-fixation of genes in natural populations due to randomfluctuations of selection intensities. *Genetics*, 39:280–295. [18](#)
- Kimura, M. (1955). Stochastic processes and distribution of gene frequencies under natural selection. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 20:33–53. [18](#)
- Krone, S. and Neuhauser, C. (1997). ancestral process with selection. *Theoretical Population Biology*, 51:210–237. [2](#), [3](#)
- Miclo, L. (2003). About projections of logarithmic Sobolev inequalities. In *Séminaire de Probabilités, XXXVI*, volume 1801 of *Lecture Notes in Math.*,

- pages 201–221. Springer, Berlin. 22
- Muirhead, C. and Wakeley, J. (2009). Modeling multiallelic selection using a moran model. *Genetics*, 182(4):1141–1157. 1
- Méleard, S. (2016). *Modèle probabilistes en écologie et évolution*. Springer. 18
- Neuhauser, C. and Krone, S. (1997). The genealogy of samples in models with selection. *Genetics*, 145:519–534. 3
- Shimamura, N. (1977). équations différentielles provenant de la génétique des populations. *Tôhoku Math. J.*, 29(2):287–318. 21, 30
- Simpson, E. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, (163):688. 2
- Stannat, W. (2000). On the validity of the log-Sobolev inequality for symmetric Fleming-Viot operators. *Ann. Probab.*, 28(2):667–684. 22
- Steinrücken, M., Wang, Y.-X.-R., and Yun S.Song, Y.-S. (2013). An explicit transition density expansion for a multi allelic wright-fisher diffusion with general diploid selection. *Theor Popul Biol.*, (83):1–14. 2
- Taylor, J. E. (2008). Environmental variation, fluctuating selection and genetic drift in subdivided populations. *Theoretical Population Biology*, 74(3):233 – 250. 2
- Volkov, I., Banavar, J.-R., Hubbell, S.-P., and Maritan, A. (2003). Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature.*, 424(22):1035–1037. 1
- Wright, S. (1977-1978). Evolution and the genetics of populations. *Univ. of Chicago Press*, Vol. 3(1977), vol. 4 (1978)(13):443–473 and 460–476. 30
- W.Stroock, D. and Varadhan, S. (1997). *Multidimensional Diffusion Process*. Springer. 7, 31

4.2 Article 2 : When can the discrete Moran process be replaced by the Wright-Fisher diffusion?

Cet Article a été co-écrit avec Gorgui Gackou et Arnaud Guillin.

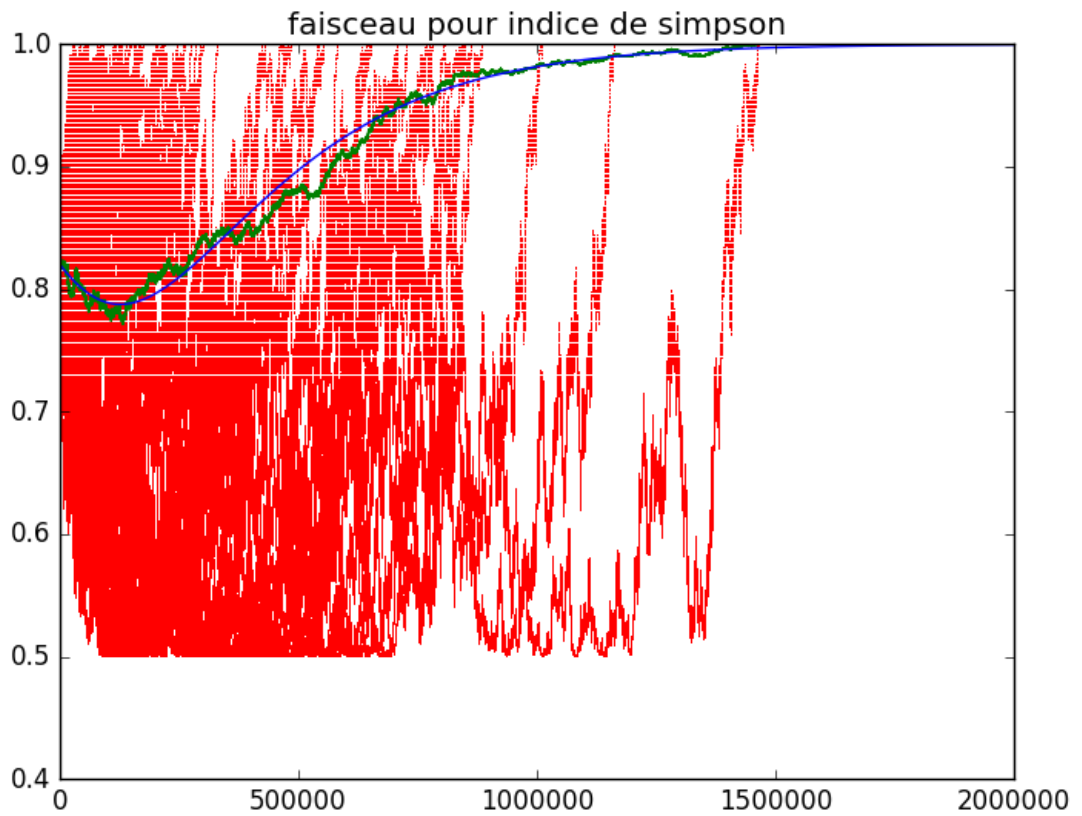


FIGURE 4.2 – Approximation en grande population

QUANTITATIVE APPROXIMATION OF THE DISCRETE MORAN PROCESS BY A WRIGHT-FISHER DIFFUSION.

ABSTRACT. The Moran discrete process and the Wright-Fisher model are the most popular models in population genetics. It is usual in order to understand the dynamics of these models in order to use an approximating diffusion process, called Wright-Fisher diffusion. Here, we give a quantitative large population limit of the error done by using the approximation diffusion in the presence of weak selection and weak immigration in one dimension. The approach is robust enough to consider the case where selection and immigration are Markovian processes, with limits jump or diffusion processes.

1. INTRODUCTION

Diffusion approximation is a technique in which a complicated and intractable (as the dimension increases) discrete Markovian process is replaced by an appropriate diffusion which is generally easier to study. This technique is used in many domains and genetics and population dynamics are no exceptions to the rule. Two of the main models used in population dynamics are the Wright-Fisher (see for example FISHER [1922], FISHER [1930], WRIGHT [1931], WRIGHT [1945]) and the Moran MORAN [1958] models which describe the evolution of a population having a constant size and subject to immigration and environmental variations. In the case of a large population limit, it is well known that the Moran process is quite difficult to handle mathematically and numerically. For example, the convergence to equilibrium (independent of the population size) or the estimation of various biodiversity index such as the Simpson index are not known. It is thus tempting to approach the dynamics of these Markovian processes by a diffusion, called the Wright-Fisher diffusion, see for example ETHIER [1976], ETHIER et KURTZ [1986] or KIMURA.M [1983], and work on this simpler (low dimensional) process to get good quantitative properties.

A traditional way to prove this result is to consider a martingale problem, as was developed by Stroock and Varadhan in W.STROOCK et VARADHAN [1997]. See also DAWSON.DA [2009], ETHIER et KURTZ [1986] and ETHIER et NAGYLAKI [1989] to illustrate the Wright-Fisher process with selection but they do not provide any estimate of the error. This technique ensures us that the discrete process converges to diffusion when the size of the population grows to infinity. If the setting is very general and truly efficient, it is usually not quantitative as it does not give any order of the error done in replacing the discrete process by the diffusion for a fixed population size. To obtain an

estimation of this error we will consider another approach by Ethier-Norman in [ETHIER et NORMAN \[1977a\]](#) (or [ETHIER et NORMAN \[1977b\]](#)), which makes for a quantitative statement of the convergence of the generator using heavily the properties of the diffusion limit. For the Wright-Fisher model with immigration but without selection they showed that the error is of the order of the inverse of the population size, and uniform in time. Our main goal here, and the improvements compared to the existing results, will be to consider the more general model where

- (1) weak selection is involved
- (2) immigration and selection may be also Markov processes.

To include selection, constant or random is of course fundamental for modelisation, see for example [EWENS et WARREN \[2004\]](#), [DEPPERSCHMIDT et collab. \[2012\]](#), [KALYUZHNY et collab. \[2015\]](#), [DANINO et collab. \[2016\]](#), [FUNG et collab. \[2017\]](#), [DANINO et SHNERB \[2018a\]](#), [DANINO et SHNERB \[2018b\]](#) for recent references. Also, to study biodiversity, a common index is the Simpson index called also heterozigosity, which is intractable in non neutral model (see [ETIENNE et OLFF \[2004\]](#) or [ETIENNE \[2005\]](#) in the neutral case), and is not even easy to approximate via Monte Carlo simulation when the population is large. Based on the Wright-Fisher diffusion, an efficient approximation procedure has been introduced in [JABOT et collab. \[2018\]](#). Other properties, such as estimating the invariant distribution of the Moran process or fixation probabilities when the population is large are intractable. It is thus a crucial issue to get quantitative diffusion approximation result in the case of random selection to get a full approximation procedure for this biodiversity index.

We will focus in this paper in the two species (or diallelic) case. We may then denote the proportion of one species by X^J when the total population size is J , and Y^J the rescaled Wright Fisher process (see section 2). Let us now state the main result of this paper: for f regular enough, when immigration and selection are weak (namely scaled in $1/J$) we have

$$\left\| \mathbb{E}_x \left[f(X_{[tJ^2]}^J) - f(Y_{[tJ^2]}^J) \right] \right\|_J \leq \frac{K(t)}{J}.$$

where $K(t)$ may be exponential or linear in time (t) depending on the coefficients of immigration (or mutation) and selection. One point is that we may consider here random immigration and selection (under proper scaling).

It gives the first order of the error made in approximating the Moran model by the Wright-Fisher diffusion in weak selection and immigration when the population size tends to infinity. Here the error is inversely proportional to the population size.

Let us give the structure of this paper. First in Section 2, we present the Moran model. As an introduction to the method, we first deal with the case of a constant selection and we find an error of the order of the inverse

of the population size but growing exponentially or linearly in time. It will be done in section 3. Sections 4 and 5 deal with with the case of random environment. Section 4 considers the case when the limit of the selection is a pure jump process and Section 5 when it is a diffusion process. We will indicate the main modifications of the previous proof to adapt to this setting. An appendix indicates how to adapt the preceding proofs to the case of the Wright-Fisher discrete process.

2. THE MORAN MODEL AND ITS APPROXIMATION DIFFUSION.

Consider to simplify a population of J individuals with only two haploid species (in genetics diallelic). At each time step, one individual dies and is replaced by one member of the community or a member of a distinct (infinite) pool, which is called immigration (but can also be interpreted as mutation in genetics). We may refer for example to [ETHERIDGE \[2011\]](#) or [MORAN \[1958\]](#) in the genetically point of view for the description of this simple birth and death process, or in [HUBBELL \[2001\]](#); [KALYUZHNY et collab. \[2015\]](#) in the population dynamics point of view. To clarify this mechanism of evolution, let us introduce the following parameters:

- m is the immigration probability, i.e. the probability that the next member of the population comes from the exterior pool;
- p is proportion of the first species in the pool;
- s is the selection parameter, which acts as favoring one of the two species when the parent is chosen in the initial population.

Let us first consider that m , p and s are functions depending on time (but not random to simplify) and taking values in $[0, 1]$ for the first two and in $] - 1; +\infty[$ for the selection parameter.

Note that this process may also be described considering mutations, rather than immigration but there is a one to one relation between these two interpretations. Our time horizon will be denoted by T , it corresponds to the upper limit of the time interval during which the process evolves.

Rather than considering the process describing the number of elements in each species, we will study the proportion in the population of the first species. To do so, let $I_J = \{\frac{i}{J} : i = 0, 1, 2, \dots, J\}$, and we denote for all f in $B(I_J)$, the bounded functions on I_J ,

$$\|f\|_J = \max_{x \in I_J} |f(x)|.$$

And for bounded a function $g : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$, we denote by $\|g\| = \sup |g|$ the supremum norm of g .

Then, let C^i the set of i times continuously differentiable functions, and for $f \in C^i$, let $f^{(i)}$ be the i^{th} derivative of f .

Let X_n^J , with values in I_J , be the proportion of individuals of the first species in the community.

In this section, X_n^J is thus the Moran process, namely a Markov process

Note, once again, that such a limit has been derived (non quantitatively) in many papers, by the martingale methods (or convergence of the generators in this simple setting), see for example [ETHERIDGE \[2011\]](#) where it is even hinted that the order of error should be $1/J$ but no quantitative statements are given. The only quantitative statement that we know is given by Ethier-Norman [ETHIER et NORMAN \[1977a\]](#) without selection and in the constant non random case.

3. ESTIMATE OF THE ERROR IN THE APPROXIMATION DIFFUSION FOR CONSTANT WEAK IMMIGRATION AND SELECTION

3.1. Main result. We now give our main result in the case where immigration and selection are constant. It gives an estimation of the error done when the discrete Moran process X_n converges toward the Wright-Fisher diffusion process Y_n . The method used here is that developed by Ethier and Norman in [ETHIER et NORMAN \[1977a\]](#) and [ETHIER et NORMAN \[1977b\]](#), we extend there results to the case of a constant selection here, we still find a error inversely proportional to the population size.

Theorem 1. *Let us consider the weak immigration and selection case, so that $s = \frac{s'}{J}$ and $m = \frac{m'}{J}$ for some $s' \in \mathbb{R}$, $m' \in \mathbb{R}_+$ (J large enough). Let $f \in C^4(I)$, then there exist positive functions a , b and K (depending on m' and s' but not on f) such that:*

$$\left\| \mathbb{E}_x \left[f(X_{[tJ^2]}^J) - f(Y_{[tJ^2]}^J) \right] \right\|_J \leq a(e^{bt} - 1) \left(\frac{(\|f^{(1)}\|_J + \|f^{(2)}\|_J)}{J} + K \frac{\sum_{i=1}^4 \|f^{(i)}\|_J}{J^2} \right).$$

If we suppose moreover that $m' > |s'|$ then there exists a positive constant a such that

$$\left\| \mathbb{E}_x \left[f(X_{[tJ^2]}^J) - f(Y_{[tJ^2]}^J) \right] \right\|_J \leq a(t + 1) \left(\frac{(\|f^{(1)}\|_J + \|f^{(2)}\|_J)}{J} + \frac{\sum_{i=1}^4 \|f^{(i)}\|_J}{J^2} \right).$$

Remark 1. *By considering $s = 0$ then $b = 0$ and we find back the uniform in time approximation diffusion with speed $1/J$. Our method of proof, requiring the control of some Feynman-Kac formula based on the limiting process, seems limited to give a non uniform in time result. Our hope is that we may get weaker conditions than $m > |s|$ to get linear in time estimates. Another possibility is to mix these dependance in time approximation with known ergodicity of the Wright-Fisher process, as in Norman [NORMAN \[1977\]](#). It is left for future work.*

Remark 2. *We have considered to simplify $s = \frac{s'}{J}$ and $m = \frac{m'}{J}$ but one may generalize a little bit the condition to locally bounded s and m such that $\lim Js < \infty$ and $\lim Jm < \infty$. In the same way, one can also follow closely*

our proofs to get estimates based directly on s, m, p without requiring any scaling (in the population size).

Remark 3. The following figures show that the obtained rate $\frac{1}{J}$ is of the good order. Indeed, on the left figure, the trajectory is (roughly) proportional to $\frac{1}{J}$, whereas it has a quasi-constant (random fluctuations) trajectory if we multiply the error by J .

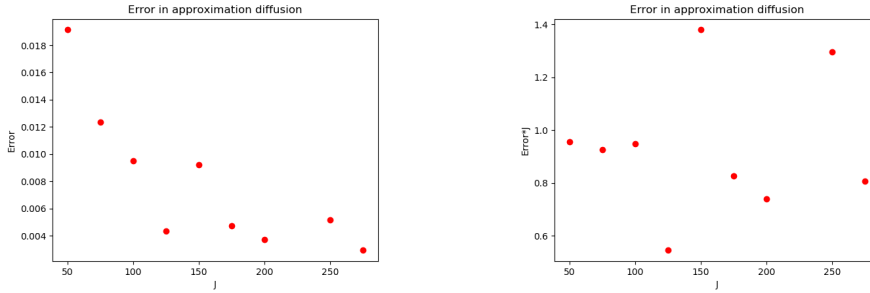


FIGURE 1. Conditions: $s = 1, m = 0.2, p = 0.5, X_0 = 0.7$, for each point 1000 trajectories has been simulated . Left hand side : Monte Carlo estimation of the error in the approximation, using $f(x) = x$. Right hand side: same Monte Carlo estimation of the error times J .

Remark 4. By using an approximation procedure, one may show that for $f \in C^2(I)$, then there exist positive functions a, b and K (depending on m' and s') such that:

$$\lim_{J \rightarrow \infty} \left\| \mathbb{E}_x \left[f(X_{[tJ^2]}^J) - f(Y_{[tJ^2]}^J) \right] \right\|_J \leq a(e^{bt} - 1) \left(\|f^{(1)}\|_\infty + \|f^{(2)}\|_\infty \right),$$

so that we may relax assumptions on the derivatives of f but only gets asymptotic result. One can also get non asymptotic results with an approximation procedure of C^2 functions by C^4 functions, but then losing the decay in $1/J$ (by playing with the approximation bounds and the already obtained decay rate $1/J$).

3.2. Application: Simpson Index. This index commonly used in ecology to measure abundance was proposed by Simpson in the late 1950s, and repeated in many articles dealing with neutral models: **ETIENNE et OLFF [2004]**, **SIMPSON [1949]** ... The Simpson index measures the probability that two individuals randomly selected (and uniformly) belong to the same species. It thus varies from 1 to 0 and makes it possible to express the dominance of a species when it tends to 1, or the codominance of several species when it tends to 0. Thus it is a good indicator of the community's heterogeneity and in genetics is known as heterozygosity.

Let denote \mathcal{S}_n^J the Simpson index for the discrete Moran process, and \mathcal{S}_t the Simpson index for the Wright-Fisher diffusion. Note in each case it is a polynomial function of X_n or Y_t verifying: $\mathcal{S}_t = Y_t(1 - Y_t)$. It exists an efficient

algorithm able to approximate $E[\mathcal{S}_t]$ see [JABOT et collab. \[2018\]](#). Let denote by $\tilde{\mathcal{S}}_t$ this approximation and ϵ_t the error made in this approximation. Then, thanks theorem 1 it is possible to estimate the full error made in the approximation of $E[\mathcal{S}_t^J]$ by $\tilde{\mathcal{S}}_t$:

$$\begin{aligned} \mathbb{E}_x \left[|\mathcal{S}_{[t^2 J]}^J - \tilde{\mathcal{S}}_t| \right] &\leq \mathbb{E}_x \left[|\mathcal{S}_{[t^2 J]}^J - \mathcal{S}_{[t^2 J]}| \right] + \mathbb{E}_x \left[|\tilde{\mathcal{S}}_t - \mathcal{S}_{[t^2 J]}| \right] \\ &\leq \epsilon_t + \frac{4a(e^{bt} - 1)}{J} + o\left(\frac{1}{J}\right) \end{aligned}$$

The following figure compare $\mathcal{S}_{[t^2 J]}^J$ calculated by Monte-Carlo with 1000 trajectories, with $\tilde{\mathcal{S}}_t$. Parameters are $J = 1000$, $m = 0$, $s = 1$.

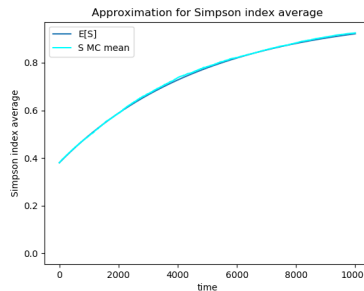


FIGURE 2. Simpson index expectancy

Remark 5. *There are also other applications that can be considered, such as estimating the stationary distributions, fixation probabilities, average time to fixation to a mutant. It has been explored for example in Bürger-Ewens [be9](#), McCandlish-Epstein-Plotkin [cep](#) or Chuley &al [CHUMLEY et collab. \[2018\]](#) for the fixation probabilities. Note however two important characteristics of our results. The first one is that our bounds depend on time, so that for the estimation of the invariant probability measure it may needs a careful tuning of the speed of convergence to equilibrium of the Wright-Fisher process and a quite large J to get good approximations. Of course, when the errorf between the Moran process and the Wright-Fisher one is linear, it may give interesting results with a limited size of population. The second point is that we need to consider regular functional, and fixation probabilities are by essence discontinuous (namely an indicator function). It will thus need further approximations to consider such a case that we will consider in future work.*

3.3. Proof. The proof relies on three factors:

- (1) a "telescopic" decomposition of the error;
- (2) a quantitative estimate of the error at time 1 of the approximation of the Moran process by the diffusion;

(3) quantitative control of the regularity of the Wright-Fisher process.

Note also that in the sequel we will not make distinction between function on $C(I)$ and their restrictions on I_J .

Let S_n be defined on $B(I_J)$ (the space of bounded functions on I_J) by :

$$(S_n f)(x) = \mathbb{E}_x[f(X_n^J)] \quad \forall n \in \mathbb{N}.$$

As is usual S_n verifies for all k in \mathbb{N} the semigroup property, namely that $S_{n+k} = S_n S_k$.

Let T_t be the operator defined on the space of bounded continuous function by :

$$(T_t f)(x) = \mathbb{E}_x[f(Y_t^J)] \quad \forall t \geq 0.$$

It also defines a semigroup $T_{s+t} = T_s T_t, \forall s \geq 0$.

Thanks to these properties, we have

$$\begin{aligned} S_n T_0 f - S_0 T_n f &= \sum_{k=0}^{n-1} S_{n-k} T_k f - S_{n-k-1} T_{k+1} f \\ &= \sum_{k=0}^{n-1} S_{n-k-1} S_1 T_k f - S_{n-k-1} T_1 T_k f \\ &= \sum_{k=0}^{n-1} S_{n-k-1} (S_1 - T_1) T_k f \end{aligned}$$

and as $\|S_n f\|_J \leq \|f\|_J$ by triangular inequality, we get $\forall n \in \mathbb{N}, \forall f \in C(I_J)$.

$$\|S_n f - T_n f\|_J \leq \sum_{k=0}^{n-1} \|S_{n-k-1} (S_1 - T_1) T_k f\|_J \leq \sum_{k=0}^{n-1} \|(S_1 - T_1) T_k f\|_J. \quad (1)$$

We have two main terms to analyze : $S_1 - T_1$ for a "one-step" difference between the Moran process and the Wright-Fisher diffusion process, and $T_k f$ for which we need regularity estimates.

Control of $(S_1 - T_1)$.

Let us first study, for f in C^4 , $(S_1 - T_1)f$. The main goal is to obtain the Taylor expansion of this function when J is big enough.

Lemma 1. *Assume $s > -1 + \varepsilon$ and write $s' = Js$, then there exists $K_1(\varepsilon) > 0$ such that $K_1(\varepsilon)$ is independant of J*

$$\begin{aligned} \|(S_1 - T_1)f\|_J &\leq \frac{|s'|m' + s'^2}{4\varepsilon J^3} \|f^{(1)}\|_J + \frac{m'p + \frac{|s'|}{4} + m'(1 + |s'|)}{2\varepsilon J^3} \|f^{(2)}\|_J \\ &\quad + \frac{K_1(\varepsilon) \left(\sum_{i=1}^4 \|f^{(i)}\|_J \right)}{J^4} \end{aligned}$$

Proof. Let us begin by some known facts on the Wright-Fisher diffusion process. Note, as usual for this diffusion process

$$\lim_{t \rightarrow 0} \left\| \frac{T_t f - f}{t} - Lf \right\|_J = 0, \forall f \in C^2(I).$$

The Chapman-Kolmogorov backward equation reads

$$\frac{\partial}{\partial t} (T_t f)(x) = L(T_t f)(x) = T_t(Lf)(x)$$

and more generally if f is enough regular, for j in \mathbb{N} it is possible to define L^j the j -th iterate of L , it verifies :

$$\frac{\partial^j}{\partial t^j} (T_t f)(x) = (T_t L^j f)(x), \forall x \in I, t \geq 0.$$

For this proof, we only need to go to the fourth order in j . So let $f \in C^4(I)$ (possibly depending on J), using Taylor theorem for $(T_1 f)(x)$ there exists w_2 , independent of J , such that :

$$\begin{aligned} (T_1 f)(x) &= (T_0 f)(x) + (T_0 f)^{(1)}(x)(1 - 0) + w_2 \frac{1}{2!} (T_0 f)^{(2)}(x) \\ &= f(x) + (L^1 f)(x) + \frac{w_2}{2} (L^2 f)(x) \end{aligned} \quad (2)$$

Recall

$$L^1 f(x) = \frac{x(1-x)}{J^2} f^{(2)}(x) + \frac{sx(1-x) + m(p-x)}{J} f^{(1)}(x).$$

By direct calculations, we have

$$\begin{aligned} L^2 f(x) &= \frac{(x(1-x))^2}{J^4} f^{(4)}(x) \\ &\quad + \left[\frac{2(1-2x)x(1-x)}{J^4} + \frac{2x(1-x)(sx(1-x) + m(p-x))}{J^3} \right] f^{(3)}(x) \\ &\quad + \left[\frac{-2x(1-x)}{J^4} \right. \\ &\quad \left. + \frac{2x(1-x)(s(1-2x) - m) + (1-2x)(sx(1-x) + m(p-x))}{J^3} \right. \\ &\quad \left. + \frac{(sx(1-x) + m(p-x))^2}{J^2} \right] f^{(2)}(x) + \left[\frac{-2sx(1-x)}{J^3} \right. \\ &\quad \left. + \frac{(s(1-2x) - m)(sx(1-x) + m(p-x))}{J^2} \right] f^{(1)}(x). \end{aligned}$$

Remark now that by our assumption on the boundedness of the successive derivatives of f that there exists K_0 (depending also on m', p, s')

$$\|L^2 f\|_J \leq \frac{K_0}{J^4}.$$

Thus, in the following this term could be neglected.

Let us now look at the Moran process and so get estimates on S_1 . The quantity $X_1 - x$ is at least of the order of $\frac{1}{J}$ and when J goes to infinity, goes to 0. So using Taylor's theorem, there exists ζ such that :

$$\begin{aligned} f(X_1^J) &= f(x) + f^{(1)}(x)(X_1^J - x) + \frac{f^{(2)}(x)}{2}(X_1^J - x)^2 + \frac{1}{3!}(X_1^J - x)^3 f^{(3)}(x) \\ &\quad + \frac{1}{4!}(X_1^J - x)^4 f^{(4)}(\zeta) \end{aligned}$$

and thus

$$\begin{aligned} (S_1 f)(x) &= \mathbb{E}_x[f(X_1^J)] \\ &= f(x) + f^{(1)}(x)\mathbb{E}_x[X_1^J - x] + \frac{1}{2!}\mathbb{E}_x[(X_1^J - x)^2]f^{(2)}(x) \quad (3) \\ &\quad + \frac{1}{3!}\mathbb{E}_x[(X_1^J - x)^3]f^{(3)}(x) + \frac{1}{4!}\mathbb{E}_x[(X_1^J - x)^4]f^{(4)}(\zeta) \end{aligned}$$

Direct estimates on the centred moments of the Moran process give :

$$\mathbb{E}_x[X_1^J - x] = \frac{sx(1-x)(1-m)}{J(1+sx)} + \frac{m(p-x)}{J} \quad (4)$$

$$\mathbb{E}_x[(X_1^J - x)^2] = \frac{1}{J^2} \left(mp(1-2x) + \frac{(1-m)(1+s)x(1-2x)}{1+sx} + x \right) \quad (5)$$

$$\mathbb{E}_x[(X_1^J - x)^3] < K_3 \frac{1}{J^4} \quad (6)$$

$$\mathbb{E}_x[(X_1^J - x)^4] < K_4 \frac{1}{J^4} \quad (7)$$

where K_3, L_4 are constant (independent of J).

We may then consider $(S_1 - T_1)f$ through (3) and (2) so that there exists a constant K_1 such as :

$$\begin{aligned} (S_1 f)(x) - (T_1 f)(x) &= f^{(1)}(x)\mathbb{E}_x[(X_1^J - x)] + \frac{1}{2}\mathbb{E}_x[(X_1^J - x)^2]f^{(2)}(x) \\ &\quad + \frac{1}{3!}\mathbb{E}_x[(X_1^J - x)^3]f^{(3)}(x) + \frac{1}{4!}\mathbb{E}_x[(X_1^J - x)^4]f^{(4)}(\zeta) \quad (8) \\ &\quad - \left((L^1 f)(x) + \frac{w_2}{2}(L^2 f)(x) \right) \end{aligned}$$

and

$$\left| (S_1 f)(x) - (T_1 f)(x) \right| \leq |\gamma_1^J| \|f^{(1)}\|_J + |\gamma_2^J| \|f^{(2)}\|_J + \frac{K_1 \left(\sum_{i=1}^4 \|f^{(i)}\|_J \right)}{J^4} \quad (9)$$

with

$$\begin{aligned}\gamma_1^J &= \frac{-sx(1-x)(m+sx)}{J(1+sx)} \\ \gamma_2^J &= \frac{1}{2J^2} \left[mp(1-2x) + \frac{(1-m)(1+s)x(1-2x)}{1+sx} - x(1-2x) \right] \\ &= \frac{1}{2J^2} \left[mp(1-2x) + x(1-2x) \frac{s(1-x) - m(1+s)}{1+sx} \right].\end{aligned}$$

As selection and immigration are weak, γ_1^J and γ_2^J are at most of the order of $\frac{1}{J^3}$. Then the fact that $s > -1 + \epsilon$ and $x < 1$ implies $\frac{1}{1+sx} < \frac{1}{\epsilon}$ and we obtain :

$$\begin{aligned}\|(S_1 - T_1)f\|_J &\leq \frac{|s'|m' + s'^2}{4\epsilon J^3} \|f^{(1)}\|_J + \frac{m'p + \frac{|s'|}{4} + m'(1 + |s'|)}{2\epsilon J^3} \|f^{(2)}\|_J \\ &\quad + \frac{K_1(\epsilon) (\|f^{(3)}\|_J + \|f^{(4)}\|_J)}{J^4}\end{aligned}$$

which concludes the proof. \square

In the following we write :

$$\begin{aligned}\gamma_1^{J,\epsilon} &= \frac{|s'|m' + s'^2}{4\epsilon J^3} \\ \gamma_2^{J,\epsilon} &= \frac{m'p + \frac{|s'|}{4} + m'(1 + |s'|)}{2\epsilon J^3}\end{aligned}$$

Regularity estimates on T_t .

We have now to prove regularity estimates on T_t . By [ETHIER, 1976, Th.1], we have that $T_t : C^j(I) \rightarrow C^j(I)$ for all j . Assume for now that $f \in C^4(I)$ and $\forall j \in \{1, 2\}$, $\forall k \leq j$, there are c_j and $a_{k,j} \in \mathbb{R}^+$ independent of J such that:

$$\|(T_t f)^{(j)}\|_J \leq e^{c_j \frac{t}{J^2}} \sum_{i=1}^j a_{i,j} \|f^{(i)}\|_J \quad (10)$$

with $c_j = \sup_{x \in [0,1]} |j(j-1) - Js(1-2x) - Jm|$.

Let us see how to conclude under the assumption that (10) is satisfied.

First it exists a continuous (time dependent) function R_j independent of J and a function of ϵ , $K(\epsilon)$ such that:

$$\begin{aligned}
 \|S_n f - T_n f\|_J &\leq \sum_{k=0}^{n-1} \|(S_1 - T_1)T_k f\|_J \\
 &\leq \sum_{k=0}^{n-1} \left(\sum_{i=1}^2 |\gamma_i^{J,\epsilon}| \|(T_k f)^{(i)}\|_J + K_1(\epsilon) \frac{\sum_{i=1}^4 \|(T_k f)^{(i)}\|_J}{J^4} \right) \\
 &\leq \sum_{j=1}^2 |\gamma_j^{J,\epsilon}| \sum_{i=1}^j a_{i,j} \|f^{(i)}\|_J \sum_{k=0}^{n-1} \exp(c_j \frac{k}{J^2}) \\
 &\quad + K_1(\epsilon) \frac{\sum_{j=1}^4 \sum_{i=1}^j a_{i,j} \|f^{(i)}\|_J \sum_{k=0}^{n-1} \exp(c_j \frac{k}{J^2})}{J^4} \\
 &\leq \sum_{j=1}^2 |\gamma_j^{J,\epsilon}| \times R_j(t) J^2 \times \|f^{(j)}\|_J + K(\epsilon) \frac{\sum_{j=1}^4 \|f^{(j)}\|_J R_j(t)}{J^2} \xrightarrow{J \rightarrow +\infty} 0
 \end{aligned}$$

because if J is big enough,

$$\begin{aligned}
 \sum_{i=1}^j a_{i,j} \sum_{k=0}^{n-1} \exp\left(c_j \frac{k}{J^2}\right) &= \sum_{i=1}^j a_{i,j} \frac{1 - \exp(c_j \frac{n}{J^2})}{1 - \exp(\frac{c_j}{J^2})} \\
 &\leq J^2 \frac{\exp(c_j \frac{n}{J^2}) - 1}{c_j} + O\left(\frac{1}{J^2}\right)
 \end{aligned}$$

and $R_j(t) = \sup_{J \in \mathbb{N}} \frac{\exp(c_j \frac{n}{J^2}) - 1}{c_j}$ is finite because n is of the order of J^2 . So it

exists $a, b \in \mathbb{R}$ such as $a(1 - e^{-bt}) \geq \sup_{J \in \mathbb{N}} \max_{j \in \{1,2\}} \left(|\gamma_j^{J,\epsilon}| R_j(t) J^3 \right)$ and $a(1 - e^{-bt}) \geq$

$\max_{j \in \{1, \dots, 4\}} R_j(t)$. The conclusion follows:

$$\left\| \mathbb{E}_x \left[f(X_{[t, J^2]}^J) - f(Y_{[t, J^2]}^J) \right] \right\|_J \leq a(e^{-bt} - 1) \left(\frac{(\|f^{(1)}\|_J + \|f^{(2)}\|_J)}{J} + K \frac{\sum_{i=1}^4 \|f^{(i)}\|_J}{J^2} \right).$$

This concludes the proof in the first case. Indeed, we see that the function $R_j(t)$ is exponential in time in the general case.

But we will see later how, when some additional conditions are added on m' and s' , one may obtain a linear in time function.

We will now prove the crucial (10). It will be done through the following proposition.

Proposition 1. Let $\phi(t, x) = (T_t f)(x)$, $x \in I_J$ and $t \geq 0$. Assume $f \in C^{j+2}(I)$ then for fixed t , $\phi(t, x) \in C^{j+2}(I)$ and for $j \in \mathbb{N}$, $\forall k \leq j$, there are c_j and $a_{k,j} \in \mathbb{R}$ independent of J such as $\|\phi(t, x)^{(j)}\| \leq \exp(c_j \frac{t}{J^2}) \sum_{k=1}^j a_{k,j} \|f^{(k)}\|$

Proof. First remark that the Chapman-Kolmogorov backward equation may be written :

$$\frac{\partial}{\partial t} \phi = L\phi, \quad \phi(0, \cdot) = f.$$

The following lemma gives the equations verified by $\frac{\partial}{\partial t} \phi^{(j)}$:

Lemma 2. Let $\phi^{(j)}$ be the j^{th} derivative of ϕ with respect to x then we get:

$$\frac{\partial}{\partial t} \phi^{(j)} = L_j \phi^{(j)} - \nu_j \phi^{(j)} + \psi_j \phi^{(j-1)}, \quad \phi^{(j)}(0, \cdot) = f^{(j)}$$

where

$$\begin{aligned} L_j \phi^{(j)} &= L\phi^{(j)} + j \frac{1-2x}{J^2} \phi^{(j+1)} \\ \nu_j(x) &= \left(\frac{j(j-1)}{J^2} - j \frac{s(1-2x) - m}{J} \right) \\ \psi_j &= \frac{-sj(j-1)}{J}. \end{aligned}$$

Let us remark that there are two new terms when there is selection in Moran processes, i.e. ψ_j which will lead to the dependence in time of our estimates handled via the Feynman-Kac formula, and one in ν_j which will be the key to the condition to get only linear dependence in time.

Proof.

A recurrence is sufficient to prove this result; for simplicity's sake let us only look at the case $j=1$

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \phi^{(1)} &= \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{\partial}{\partial t} \phi \right) = \frac{\partial}{\partial x} L\phi \\ &= \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{x(1-x)}{J^2} \phi^{(2)} + \frac{sx(1-x) + m(p-x)}{J} \phi^{(1)} \right) \\ &= \frac{x(1-x)}{J^2} \phi^{(3)} + \frac{1}{J} (sx(1-x) + m(p-x)) \phi^{(2)} + \frac{1-2x}{J^2} \phi^{(2)} \\ &\quad + (s(1-2x) - m) \frac{1}{J} \phi^{(1)} \\ &= \left(L + \frac{1-2x}{J^2} \frac{\partial}{\partial x} \right) \phi^{(1)} + \frac{s(1-2x) - m}{J} \phi^{(1)} \\ &= L_1 \phi^{(1)} + \frac{s(1-2x) - m}{J} \phi^{(1)}. \end{aligned}$$

With $L_1 \phi^{(1)} = L\phi^{(1)} + \frac{1-2x}{J^2} \frac{\partial \phi^{(1)}}{\partial x}$, we find the good initial coefficients. \square

Let us now use the Feymann-Kac formula to get ,

$$\begin{aligned} \phi^{(j)}(t, x) = \mathbb{E}_x \left[f^{(j)}(\tilde{Y}_t^j) \exp \left(- \int_0^t \frac{j(j-1)}{J^2} + \frac{m-s(1-2\tilde{Y}_u^j)}{J} du \right) \right. \\ \left. - \int_0^t \frac{sj(j-1)}{J} \phi^{(j-1)}(\tilde{Y}_h^j) e^{-\int_0^h \frac{j(j-1)}{J^2} + \frac{m-s(1-2\tilde{Y}_u^j)}{J} du} dh \right] \end{aligned}$$

with \tilde{Y}_t^j the process having L_j for generator. Then look first in $j = 1$. As we are in regime of weak selection and weak immigration,

$$\begin{aligned} \|\phi^{(1)}(x, t)\| &\leq \mathbb{E}_x \left[\|f^{(1)}(\tilde{Y}_t^1)\| \exp \left(\frac{t}{J^2} \sup_{x \in [0,1]} J(m-s(1-2x)) \right) \right] \\ &\leq \|f^{(1)}\|_J \exp \left(\frac{t}{J^2} \lambda_1 \right) \end{aligned}$$

where $\lambda_1 = \sup_{x \in [0,1]} J(m-s(1-2x)) = m' + |s'|$ is independent of J . The case $j = 1$ is proved.

We will then prove the result by recurrence: suppose true this hypothesis until $j - 1$.

For $j > 1$, denote $c_j = \sup_{x \in [0,1]} |J^2 \nu_j(x)|$, and remark that c_j is no equal to zero and is independent of J because the selection and immigration are weak. Thus

$$\begin{aligned} \|\phi^{(j)}(t, x)\|_J &\leq \mathbb{E}_x \left[|f^{(j)}(\tilde{Y}_t^j)| e^{c_j \frac{t}{J^2}} + \int_0^t \frac{sj(j-1)}{J} \|\phi^{(j-1)}(\tilde{Y}_h^j)\|_J e^{\frac{hc_j}{J^2} dh} \right] \\ &\leq \|f^{(j)}\|_J e^{c_j \frac{t}{J^2}} + \frac{sj(j-1)}{J} \|\phi^{(j-1)}\|_J \int_0^t e^{\frac{hc_j}{J^2} dh} \\ &\leq \|f^{(j)}\|_J e^{c_j \frac{t}{J^2}} + \frac{sj(j-1)}{J} \|\phi^{(j-1)}\|_J \frac{J^2}{c_j} (e^{\frac{tc_j}{J^2}} - 1) \\ &\leq \|f^{(j)}\|_J e^{c_j \frac{t}{J^2}} \\ &\quad + \exp(c_{j-1} \frac{t}{J^2}) \sum_{k=1}^{j-1} a_{k,j-1} \|f^{(k)}\|_J \frac{Jsj(j-1)}{c_j} (e^{\frac{tc_j}{J^2}} - 1) \\ &\leq e^{\frac{tc_j}{J^2}} \left(\|f^{(j)}(x)\|_J + e^{c_{j-1} \frac{t}{J^2}} \sum_{k=1}^{j-1} a_{k,j-1} \|f^{(k)}\|_J \frac{Jsj(j-1)}{c_j} \right) \\ &\leq e^{\frac{tc_j}{J^2}} \left(\sum_{k=1}^j a_{k,j} \|f^{(k)}\|_J \right). \end{aligned}$$

The $a_{k,j}$ do not depend on J , because $\frac{Jsj(j-1)}{c_j}$, the $a_{k,j-1}$ and $\exp(\lambda_j \frac{t}{J^2})$ can be bounded independently of J .

To conclude we have to justify that c_j is finite for all j . For it we just need to note that the processes \tilde{Y}_t^j are bounded by 0 and 1 for all j . This is partly due to the fact that their generator $L_j \phi^{(j)}(x) = L\phi^{(j)} + j \frac{1-2x}{J^2} \phi^{(j+1)}$ has a negative drift at the neighbourhood of 1 and a positive in the neighbourhood of 0 and the diffusion vanish at these points, see Feller **FELLER** [1954]. This argument completes the proof. \square

Let us now consider the case where $m > |s|$, we will show in this case we obtain a linear in time dependance rather than an exponential one. Then, in the equation (11) we can use the following:

$$\begin{aligned} \|\phi^{(1)}(\cdot, t)\|_J &\leq \|f^{(1)}\|_J \exp\left(-\frac{t}{J^2} \lambda_1\right) \\ \|\phi^{(2)}(\cdot, t)\|_J &\leq c_1 \left(\|f^{(1)}\|_J + \|f^{(2)}\|_J \right) \end{aligned}$$

where c_1 is a constant independent of time. And then,

$$\begin{aligned} \|S_n f - T_n f\|_J &\leq \sum_{k=0}^{n-1} \|(S_1 - T_1)T_k f\|_J \\ &\leq \sum_{k=0}^{n-1} \left(|\gamma_1^{J,\epsilon}| \|(T_k f)^{(1)}\|_J + |\gamma_2^{J,\epsilon}| \|(T_k f)^{(2)}\|_J + O\left(\frac{1}{J^4}\right) \right) \\ &\leq |\gamma_1^{J,\epsilon}| \|f^{(1)}\|_J \sum_{k=0}^{n-1} \exp\left(-\frac{k}{J^2} \times \lambda_1\right) + |\gamma_2^{J,\epsilon}| c_1 \left(\|f^{(1)}\|_J + \|f^{(2)}\|_J \right) n \\ &\quad + O\left(\frac{1}{J^2}\right) \\ &\leq \max(|\gamma_1^{J,\epsilon}|, |\gamma_2^{J,\epsilon}|) \times J^2 c(t+1) \left(\|f^{(1)}\|_J + \|f^{(2)}\|_J \right) + O\left(\frac{1}{J^2}\right) \end{aligned}$$

because if J is big enough,

$$\sum_{k=0}^{n-1} \exp\left(-\frac{k}{J^2} \times \lambda_1\right) = \frac{1 - \exp\left(-\frac{n}{J^2} \times \lambda_1\right)}{1 - \exp\left(-\frac{\lambda_1}{J^2}\right)} \leq c_2 J^2$$

and $c = \max(c_1, c_2)$ is independent of J and independent of time.

4. RANDOM LIMITING SELECTION AS A PURE JUMP PROCESS

To simplify, we will consider a constant immigration, in order to see where the main difficulty arises. The results would readily apply also to this case. Let us now assume that s is no longer a constant but a Markovian jump process $(s_n)_{n \in \mathbb{N}}$ with homogeneous transition probability $(P_{s,s'}^J)$. We are in the weak selection case so s_n is still of the order of $\frac{1}{J}$ and takes values in a

finite space E_s , having the cardinality K .

Assume furthermore it exists a transition matrix $Q \in M_K(\mathbb{R})$ such as

$$P_{s,s'}^J \times J^2 \xrightarrow{J \rightarrow +\infty} \alpha_s Q_{s,s'} \quad \forall s \neq s'. \quad (11)$$

As in the previous section, $(X_n^J)_{n \in \mathbb{N}}$ is the Moran process, but with a Markovian selection and $(X_n^J)_{n \in \mathbb{N}}$ takes values in I_J . Finally denote $W_n^J = (X_n^J, s_n)$. Consider now the processes \tilde{W}_t^J taking values in $\mathcal{S} = [0,1] \times E_s$ defined by the following generator:

$$\begin{aligned} L_{x,s} f(x, s) &= \frac{1}{J^2} x(1-x) \frac{\partial^2}{\partial x^2} f(x, s) + \frac{1}{J} [sx(1-x) + m(p-x)] \frac{\partial}{\partial x} f(x, s) \\ &+ \sum_{s' \in E} \frac{\alpha(s) Q_{s,s'}}{J^2} (f(x, s') - f(x, s)) \quad \forall f \in C^2(\mathcal{S}) \end{aligned}$$

Its first coordinate is the process Y_t^J having the same generator as in the first part and the second is \tilde{s}_t the Markovian jump process having $(Q_{s',s})_{s,s' \in E_s}$ for generator and $\frac{\alpha}{J^2}$ for transition rates.

As in the previous part we want to quantify the convergence of $(\tilde{W}_n^J)_{n \in \mathbb{N}}$ towards $(W_n^J)_{n \in \mathbb{N}}$ in law, when J goes to infinity. We now write $f^{(j)}$ for the the j th derivative in x of f . And let denote in this section, for $f : I_J \times E_s \rightarrow \mathbb{R}$, $\|f\|_J = \sup_{I_J \times E_s} |f(x, s)|$. Moreover $T_t f(x, s) = E_{x,s}[f(\tilde{W}_t^J)]$ and $S_n f(x, s) = E_{x,s}[f(W_n^J)]$.

Theorem 2. Assume $\forall s$ and $\forall f \in C^2(\mathcal{S})$, $T_t f(\cdot, s)$ is in $C^2(\mathcal{S})$. Let f such as $\forall s f(\cdot, s) \in C^4(\mathcal{S})$ then it exists $a, b \in \mathbb{R}$ and a function k_0 linear in time (t) which verifies when J goes to infinity:

$$\begin{aligned} \left\| \mathbb{E}_{x,s} [f(W_{[tJ^2]}^J) - f(\tilde{W}_{[tJ^2]}^J)] \right\|_J &\leq \frac{a(e^{bt} - 1)}{J} (\|f^{(1)}\|_J + \|f^{(2)}\|_J) \\ &+ k_0 \max_{s,s' \in E} |J^2 P_{s,s'} - \alpha_s Q_{s,s'}| \|f\|_J \\ &+ \frac{a(e^{bt} - 1)}{J^2} \sum_{i=1}^4 \|f^{(i)}\|_J. \end{aligned}$$

The theorem shows the balance between the approximation of the Moran process and the random selection process.

Proof. The structure of proof is the same as for constant selection. Let us focus on the first lemma, where some changes have to be highlighted.

Lemma 3. *There exists bounded functions of (x, s) , Γ_j^J ($j = 1, 2$) of the order of $\frac{1}{J^3}$, and a constant K' such that :*

$$\begin{aligned} \|(S_1 - T_1)f\|_J &\leq |\Gamma_1^J| \|f^{(1)}\|_J + |\Gamma_2^J| \|f^{(2)}\|_J \\ &\quad + \sum_{s' \in E} \left| P_{s,s'}^J - \frac{\alpha_s}{J^2} Q_{s,s'} \right| \|f(x, s') - f(x, s)\|_J + \frac{K' \sum_{i=1}^4 \|f^{(i)}\|_J}{J^4} \end{aligned}$$

Proof. We provide first the equivalent of (1) in our context, i.e. there exists $|w'_2| < 1$ such that

$$\begin{aligned} (S_1 - T_1)f(x, s) &= \mathbb{E}_{x,s} \left[f(X_1^J, s_1) \right] - f(x, s) - L_{x,s}f(x, s) + w'_2 L_{x,s}^2 f(x, s) \\ &= \mathbb{E}_{x,s} \left[f(X_1^J, s_1) - f(X_1^J, s) \right] + \mathbb{E}_x \left[f(X_1^J, s) - f(x, s) \right] \\ &\quad - L_x f(x, s) - \sum_{s' \in E} \frac{\alpha_s}{J^2} Q_{s,s'} (f(x, s') - f(x, s)) \\ &\quad + w'_2 L_{x,s}^2 f(x, s) \end{aligned}$$

Note that $L_{x,s}^2 f$ is still of the order of $\frac{1}{J^4}$, then

$$\begin{aligned}
 & \left| (S_1 - T_1)f(x, s) \right| \leq \left| \mathbb{E}_x \left[\mathbb{E}_s [f(x_1, s_1) - f(x_1, s) | X_1^J = x_1] \right] - L_x f(x, s) \right. \\
 & \quad \left. + \mathbb{E}_x \left[f(X_1^J, s) - f(x, s) \right] - \sum_{s' \in E} \frac{\alpha_s}{J^2} Q_{s, s'} (f(x, s') - f(x, s)) \right| \\
 & \quad + \frac{K \sum_{i=1}^4 \|f^{(i)}\|_J}{J^4} \\
 & \leq \left| \mathbb{E}_x \left[\sum_{s' \in E} P_{s, s'} (f(X_1^J, s') - f(X_1^J, s)) - \frac{\alpha_s}{J^2} Q_{s, s'} (f(x, s') - f(x, s)) \right] \right. \\
 & \quad \left. + \mathbb{E}_x \left[f(X_1^J, s) - f(x, s) \right] - L_x f(x, s) \right| + \frac{K \sum_{i=1}^4 \|f^{(i)}\|_J}{J^4} \\
 & \leq \left| \mathbb{E}_x \left[\sum_{s' \in E} P_{s, s'} (f(X_1^J, s') - f(x, s')) + f(x, s') \left(P_{s, s'} - \frac{\alpha_s}{J^2} Q_{s, s'} \right) \right] \right| \\
 & \quad + \left| -P_{s, s'} f(X_1^J, s) + \frac{\alpha_s}{J^2} Q_{s, s'} f(x, s) \right| \\
 & \quad + \left| \mathbb{E}_x \left[f(X_1^J, s) - f(x, s) \right] - L_x f(x, s) \right| + \frac{K \sum_{i=1}^4 \|f^{(i)}\|_J}{J^4} \\
 & \leq \left| \mathbb{E}_x \left[f(X_1^J, s) - f(x, s) \right] - L_x f(x, s) \right| \tag{12} \\
 & \quad + \left| \sum_{s' \in E} P_{s, s'} (\mathbb{E}_x [f(X_1^J, s') - f(x, s')] + \mathbb{E}_x [f(x, s) - f(X_1^J, s)]) \right| \tag{13} \\
 & \quad + \sum_{s' \in E} \left| P_{s, s'} - \frac{\alpha_s}{J^2} Q_{s, s'} \right| \|f(x, s') - f(x, s)\|_J \tag{14} \\
 & \quad + \frac{K \sum_{i=1}^4 \|f^{(i)}\|_J}{J^4}.
 \end{aligned}$$

Let now look at the order in J of each term of the previous inequality. First with the arguments used in (9), there exists K_1 constant, Γ_1^J and Γ_2^J of the order of $\frac{1}{J^3}$ such as :

$$\left| \mathbb{E}_x \left[f(X_1, s) - f(x, s) \right] - L_x f(x, s) \right| \leq |\Gamma_1^J| \|f^{(1)}\|_J + |\Gamma_2^J| \|f^{(2)}\|_J + \frac{K_1}{J^4}.$$

Then recall that $P_{s, s'}$ is of the order of $\frac{1}{J^2}$ and by the same calculations than in (4), $|\mathbb{E}_x [f(X_1^J, s') - f(x, s')]|$ is also of the order of $\frac{1}{J^2}$ so (13) is at most of the order of $\frac{1}{J^4}$.

Finally (14) can be written

$$\sum_{s' \in E} \frac{1}{J^2} \left| J^2 P_{s,s'} - \alpha_s Q_{s,s'} \right| \|f(x, s') - f(x, s)\|_J$$

and by (11) is at least $o(\frac{1}{J^2})$.

Note, if f is Lipschitz in the second variable, since s is of the order of $\frac{1}{J}$, it is possible to obtain a better order, $o(\frac{1}{J^3})$.

Anyway,

$$\begin{aligned} |(S_1 - T_1)f(x, s)| &\leq |\Gamma_1^J| \|f^{(1)}\| + |\Gamma_2^J| \|f^{(2)}\| \\ &\quad + \sum_{s' \in E} \frac{1}{J^2} \left| J^2 P_{s,s'} - \alpha_s Q_{s,s'} \right| \|f(x, s') - f(x, s)\|_J \\ &\quad + \frac{K'}{J^4}. \end{aligned}$$

□

Note that the lemma 2 holds even if s is no longer constant. Indeed L_s is not affected by the derivative in x . So we get $\forall j \in \{1, 2\}$ and $\forall k \leq j$, that there exist c'_j and $a'_{k,j} \in \mathbb{R}^+$ independent of J such that :

$$\|(T_t f)^{(j)}\|_J \leq \exp\left(c'_j \frac{t}{J^2}\right) \sum_{k=1}^j a'_{k,j} \|f^{(k)}\|_J$$

with $c'_j = \sup_{x \in [0,1]} |j(j-1) - Js(1-2x) - Jm|$.

We still have $T_t(\cdot, s) : C^2(I) \rightarrow C^2(I), \forall s$. And then, there exists a continuous function R_j at most exponential in time and a linear function of time k_0

independent of J verifying:

$$\begin{aligned}
 \|S_n f - T_n f\|_J &\leq \sum_{k=0}^{n-1} (\|(S_1 - T_1)T_k f\|_J \\
 &\leq \sum_{k=0}^{n-1} \left(|\Gamma_1^J| \|(T_k f)^{(1)}\|_J + |\Gamma_2^J| \|(T_k f)^{(2)}\|_J \right. \\
 &\quad \left. + \sum_{s', s \in E} \frac{1}{J^2} \left| J^2 P_{s, s'} - \alpha_s Q_{s, s'} \right| \|T_k f(x, s') - T_k f(x, s)\|_J \right. \\
 &\quad \left. + O\left(\frac{1}{J^4}\right) \right) \\
 &\leq \sum_{j=1}^2 |\Gamma_j^J| \sum_{k=1}^j a'_{k, j} \|f^{(j)}\|_J \sum_{k=0}^{n-1} \exp\left(c'_j \frac{k}{J^2}\right) + O\left(\frac{1}{J^2}\right) \\
 &\quad + k_0 \max_{s, s' \in E} \left| J^2 P_{s, s'} - \alpha_s Q_{s, s'} \right| \|f\|_J \\
 &\leq \sum_{j=1}^2 |\Gamma_j^J| R_j(t) J^2 \|f^{(j)}\|_J + k_0 \max_{s, s' \in E} \left| J^2 P_{s, s'} - \alpha_s Q_{s, s'} \right| \|f\|_J \\
 &\quad + O\left(\frac{1}{J^2}\right) \xrightarrow{J \rightarrow +\infty} 0
 \end{aligned}$$

because if J is big enough,

$$\sum_{k=1}^j a'_{k, j} \sum_{k=0}^{n-1} \exp\left(c'_j \frac{k}{J^2}\right) = \sum_{k=1}^j a'_{k, j} \frac{1 - \exp(c'_j \frac{n}{J^2})}{1 - \exp(\frac{c'_j}{J^2})} \leq J^2 R_j(t)$$

and $R_j(t)$ is finite and independent of J , because $n = [J^2 t]$ is of the order of J^2 . Finally, it exists $a, b \in \mathbb{R}$ such as $a(\exp(bt) - 1) = \sup_{J \in \mathbb{N}} \max_{j \in \{1, 2\}} |\Gamma_j^J| R_j(t) J^3$.

Then

$$\begin{aligned}
 \|S_n f - T_n f\|_J &\leq \frac{a(\exp(bt) - 1)}{J} \left(\|f^{(1)}\|_J + \|f^{(2)}\|_J \right) \\
 &\quad + k_0 \max_{s, s' \in E} \left| J^2 P_{s, s'} - \alpha_s Q_{s, s'} \right| \|f\|_J + O\left(\frac{1}{J^2}\right).
 \end{aligned}$$

And this concludes the proof. \square

5. RANDOM LIMITING SELECTION AS A DIFFUSION PROCESS

In this section, we assume that the limiting selection is an homogeneous diffusion process. Once again for simplicity we will suppose that the immigration coefficient is constant. First consider the following stochastic differential equation:

$$\begin{aligned} d\mathcal{S}_t^J &= \frac{1}{J^2}b(\mathcal{S}_t^J)dt + \frac{\sqrt{2}}{J}\sigma(\mathcal{S}_t^J)dB_t \\ \mathcal{S}_0^J &= s \end{aligned}$$

with b and σ are both bounded and lipschitzian functions, i.e.: $\forall t \geq 0, s, s' \in \mathbb{R}$, it exists $k \geq 0$ such that :

$$|b(s) - b(s')| + |\sigma(s) - \sigma(s')| \leq L|s - s'|$$

for some constant L . These assumptions guarantee the existence of strong solutions of $(\mathcal{S}_t)_{t \geq 0}$ and $(\tilde{\mathcal{S}}_t)_{t \geq 0}$ has for generator

$$L_s^J = \frac{\sigma^2(s)}{J^2} \frac{\partial^2}{\partial s^2} + \frac{b(s)}{J^2} \frac{\partial}{\partial s}.$$

Let $\tilde{\mathcal{S}}_t = \mathcal{S}_{tJ^2}^J$, then the process $(\tilde{\mathcal{S}}_t)_{t \geq 0}$ is independent of J .

$$d\tilde{\mathcal{S}}_t = \sqrt{2}\sigma(\tilde{\mathcal{S}}_t)dB_t + b(\tilde{\mathcal{S}}_t)dt, \quad \tilde{\mathcal{S}}_0 = s.$$

Let is $T \in \mathbb{N}$, use now the standard Euler discretization and consider $(U_n^J)_{n < J^2T}$ defined by the relation:

$$U_{k+1}^J = U_k^J + \frac{1}{J^2}b(U_k^J) + \sqrt{2}\sigma(U_k^J)(B_{k+1}^J - B_k^J)$$

where the quantity $(B_{k+1}^J - B_k^J)_{k \leq J^2T}$ are i.i.d and follow a $\mathcal{N}(0, \frac{1}{J^2})$.

It is of course possible to use another discretization to approach $\mathcal{S}_{[t]}^J$ and the following method will still hold. There is however a small issue: in the model described in first part, for rescaling argument, the selection parameters must be in $] - 1, \infty[$. Our Markov process $(\mathcal{S}_t^J)_{t \geq 0}$ is in \mathbb{R} .

It is thus necessary to introduce the function $h : \mathbb{R} \rightarrow E_s$ where E_s is a close bounded interval included in $] - 1 + \varepsilon, \infty[$ for some $\varepsilon > 0$.

We assume h is in C^2 and is of the order of $\frac{1}{J}$, so let is $\tilde{h} = \frac{h}{J}$. We consider now $h((\mathcal{S}_t)_{t \geq 0})$ for the selection parameter.

Let denote in this section, for $f : I_J \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$, $\|f\|_J = \sup_{I_J \times \mathbb{R}} |f(x, s)|$.

Note that to have a non trivial stochastic part in our final equation, we need as in the first section that h is of the order of $\frac{1}{J}$. Many choices are possible for h and will depend on modelisation issue.

Let us give back the definition of our Moran process in this context.

$$\begin{aligned} P_{x+} &= (1-x) \left(mp + (1-m) \frac{x(1+h(s))}{1+h(s)x} \right) \\ P_{x-} &= x \left(m(1-p) + (1-m) \left(1 - \frac{x(1+h(s))}{1+h(s)x} \right) \right) \end{aligned}$$

Its first moments are given by, still denoting $\Delta = J^{-1}$,

$$\begin{aligned} \mathbb{E}_x [X_{n+1}^J - x | X_n^J = x, U_n^J = s] &= \Delta \left[m(p-x) + \frac{(1-m)h(s)x(1-x)}{1+h(s)x} \right] \\ \text{Var} (X_{n+1}^J - x | X_n^J = x, U_n^J = s) &= \Delta^2 \left[\frac{(1-m)h(s)x(1-x)(1-2x)}{1+h(s)x} \right. \\ &\quad \left. + mp(1-2x) + x - \left(m(p-x) + \frac{(1-m)h(s)x(1-x)}{1+h(s)x} \right)^2 \right]. \end{aligned}$$

As in the previous case we use the process $(Y_t^J)_{t \geq 0}$ having the following generator to approach the Moran process when J tends to infinity with $m = m'/J$:

$$L_x^J f(x, s) = \frac{x(1-x)}{J^2} \frac{\partial^2 f}{\partial x^2}(x, s) + \frac{1}{J} [m(p-x) + h(s)x(1-x)] \frac{\partial f}{\partial x}(x, s)$$

So our aim is to give an upper bound for the error done when

$$(X_n^J, U_n^J) \xrightarrow{J \rightarrow \infty} (Y_n^J, \mathcal{S}_n^J).$$

Let denote by H the generator of the two dimensional process (Y_t^J, \mathcal{S}_t^J) .

$$H = L_x^J + L_s^J = \frac{x(1-x)}{J^2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{1}{J^2} [h(s)x(1-x) + m(p-x)] \frac{\partial}{\partial x} + \frac{\sigma^2(s)}{J^2} \frac{\partial^2}{\partial s^2} + \frac{b(s)}{J^2} \frac{\partial}{\partial s}$$

Let now state the main result of this section:

Theorem 3. *Let f be in C^4 then there exists $a, b \in \mathbb{R}^+$ such that*

$$\begin{aligned} \|\mathbb{E}_{x,s} (f(X_{[tJ^2]}^J, Z_{[tJ^2]}^J) - f(Y_{[tJ^2]}^J, \mathcal{S}_{[tJ^2]}^J))\|_J &\leq \frac{a(e^{bt} - 1)}{J} (\|\nabla f\|_J + \|\text{Hess} f\|_J) \\ &\quad + \frac{a(e^{bt} - 1)}{J^2} (\|f^{(3)}\|_J + \|f^{(4)}\|_J). \end{aligned}$$

Proof. Let P_n be the operator defined on the space of bounded functions on E by:

$$(P_n f)(x, s) = \mathbb{E}_{x,s} [f(X_n^J, U_n^J)]$$

It is of course a semigroup so that $P_{n+m} = P_n P_m, \forall m, n \in \mathbb{N}$. In parallel, let $(T_t)_{t \geq 0}$ be defined on the space of bounded continuous functions by :

$$(T_t f)(x, s) = \mathbb{E}_{x,s} [f(Y_t^J, \mathcal{S}_t^J)]$$

also verifying, $T_{t+s} = T_s T_t, \forall s \geq 0, t \geq 0$. The starting point is as in the first part of (1),

$$|P_n f(x, s) - T_n f(x, s)| \leq \sum_{k=0}^{n-1} \|(P_1 - T_1) T_k f\|_J.$$

We now focus on the quantity $\|(P_1 - T_1)T_k f\|_J$, the following lemma gives an upper bound of the quantity $\|(P_1 - T_1)f\|_J$ for f in C^4 .

Lemma 4. *Let f be in C^4 it exists γ_1^J , and γ_2^J such as :*

$$\|(P_1 f)(x, s) - (T_1 f)(x, s)\|_J = \gamma_1^J \left\| \frac{\partial}{\partial x} f(x, s) \right\|_J + \gamma_2^J \left\| \frac{\partial^2}{\partial x^2} f(x, s) \right\|_J + O\left(\frac{1}{J^4}\right)$$

where γ_1^J and γ_2^J are of order $\frac{1}{J^3}$.

Proof. We will use the same methodology than before. First the Taylor expansion (in space) of P_1 gives:

$$\begin{aligned} (P_1 f)(x, s) &= f(x, s) + \mathbb{E}_{x,s} \left[X_1^J - x \right] \frac{\partial}{\partial x} f(x, s) + \mathbb{E}_{x,s} \left[U_1^J - s \right] \frac{\partial}{\partial s} f(x, s) \\ &\quad + \frac{1}{2} \mathbb{E}_{x,s} \left[(X_1^J - x)^2 \right] \frac{\partial^2}{\partial x^2} f(x, s) + \frac{1}{2} \mathbb{E}_{x,s} \left[(U_1^J - s)^2 \right] \frac{\partial^2}{\partial s^2} f(x, s) \\ &\quad + 2 \mathbb{E}_{x,s} \left[(X_1^J - x)(U_1^J - s) \right] \frac{\partial^2}{\partial x \partial s} f(x, s) + O\left(\frac{1}{J^4}\right). \end{aligned}$$

Indeed we have the quantities:

$$\begin{aligned} \mathbb{E}_{x,s} \left[X_1^J - x \right] &= \frac{1}{J} \left[m(p-x) + \frac{(1-m)h(s)x(1-x)}{1+h(s)x} \right] \\ \mathbb{E}_{x,s} \left[(X_1^J - x)^2 \right] &= \frac{1}{J^2} \left[mp(1-2x) + x + \frac{(1-m)x(1+h(s))(1-2x)}{1+h(s)x} \right] \\ \mathbb{E}_{x,s} \left[U_1^J - s \right] &= \frac{b(s)}{J^2} \\ \mathbb{E}_{x,s} \left[(U_1^J - s)^2 \right] &= \frac{b^2(s)}{J^4} + \frac{2\sigma^2(s)}{J^2} = \frac{2\sigma^2(s)}{J^2} + O\left(\frac{1}{J^4}\right) \\ \mathbb{E}_{x,s} \left[(X_1^J - x)(U_1^J - s) \right] &= \mathbb{E}_{x,s} \left[X_1^J - x \right] \mathbb{E}_{x,s} \left[U_1^J - s \right] \\ &= \frac{b(s)}{J^3} \left[m(p-x) + \frac{(1-m)h(s)x(1-x)}{1+h(s)x} \right] = O\left(\frac{1}{J^4}\right) \\ \mathbb{E}_{x,s} \left[(X_1^J - x)^3 \right] &= O\left(\frac{1}{J^4}\right), \quad \mathbb{E}_{x,s} \left[(U_1^J - s)^3 \right] = O\left(\frac{1}{J^4}\right). \end{aligned}$$

And the Taylor expansion of T_1 in times gives:

$$(T_1 f)(x, s) = f(x, s) + L_x^J f(x, s) + L_s^J f(x, s) + O\left(\frac{1}{J^4}\right).$$

Indeed it is easy to see that H^2 is $O(\frac{1}{J^4})$. Do now the difference

$$\begin{aligned} (P_1 - T_1)f(x, s) &= \mathbb{E}_{x,s} \left[X_1^J - x \right] \frac{\partial}{\partial x} f(x, s) + \mathbb{E}_{x,s} \left[U_1^J - s \right] \frac{\partial}{\partial s} f(x, s) \\ &\quad + \frac{1}{2} \mathbb{E}_{x,s} \left[(X_1^J - x)^2 \right] \frac{\partial^2}{\partial x^2} f(x, s) \\ &\quad + \frac{1}{2} \mathbb{E}_{x,s} \left[(U_1^J - s)^2 \right] \frac{\partial^2}{\partial s^2} f(x, s) \\ &\quad - L_x^J f(x, s) - L_s^J f(x, s) + O\left(\frac{1}{J^4}\right). \end{aligned}$$

Finally,

$$\begin{aligned} (P_1 - T_1)f(x, s) &= -\frac{1}{J} \left[\frac{h(s)x(1-x)}{1+h(s)x} (m+h(s)x) \right] \frac{\partial}{\partial x} f(x, s) \\ &\quad + \frac{h(s)x^2 + x(1-2x)(h(s)-m-mh(s)) - 2x(1-x)h(s)}{1+h(s)x} \frac{\partial^2}{\partial x^2} f(x, s) \\ &\quad + \frac{b^2(s)}{J^4} \frac{\partial^2}{\partial s^2} f(x, s) + O\left(\frac{1}{J^4}\right). \end{aligned}$$

Let us conclude by taking the norm to get

$$\begin{aligned} \gamma_1^J &= \sup_{(x,s) \in E_s \times [0,1]} \frac{1}{J} \left| \frac{h(s)x(1-x)}{1+h(s)x} (m+h(s)x) \right| \\ \gamma_2^J &= \sup_{(x,s) \in E_s \times [0,1]} \frac{1}{2J^2} \left| mp(1-2x) + \frac{(1-m)(1+h(s))x(1-2x)}{1+h(s)x} - x(1-2x) \right| \end{aligned}$$

so that we obtain the result. \square

Then (11) still holds for this case as the proof of 1 is exactly the same, so the end follows as in the first part. \square

6. APPENDICES: WRIGHT-FISHER DISCRETE MODEL AND ITS APPROXIMATION DIFFUSION

Let consider the Wright-Fisher discrete model with selection and immigration. The population still consists of two species, immigration and selection are still the same. But the Markovian process X_J^n evolves according to the following probability:

$$\mathbb{P} \left(X_{n+1}^J = \frac{k}{J} \mid X_n^J = x \right) = \binom{J}{k} P_x^k (1 - P_x)^{J-k}$$

with $P_x = mp + (1-m) \frac{(1+s)x}{1+sx}$.

At each step, all the population is renewed, so this process goes J times faster than the Moran process. And we usually, in the case of weak selection and immigration, use the diffusion $\{Y_t\}_{t>0}$ defined by the following generator to approach this discrete model, when the population goes to infinity.

$$L = \frac{1}{2J}x(1-x)\frac{\partial^2}{\partial x^2} + (sx(1-x) + m(p-x))\frac{\partial}{\partial x}$$

Theorem 4.

Let f be in $C^5(I)$ then there exist $a, b \in \mathbb{R}^+$, depending on m' and s' (but not on f), and a constant K which satisfy when J goes to infinity:

$$\|\mathbb{E}_x[f(X_n^J)] - \mathbb{E}_x[f(Y_n^J)]\|_J \leq a(e^{bt} - 1) \left(\sum_{i=1}^3 \frac{\|f^{(i)}\|_J}{J} + K \frac{\sum_{i=1}^5 \|f^{(i)}\|_J}{J^2} \right).$$

Proof. Even if the structure of the proof is the same as for the Moran model, however the difference of scale (in $\frac{1}{J}$ now) causes some small differences. Mainly, the calculation of the $\{\gamma_j\}_{j \in \{1,2,3,4\}}$ is a bit different. Note that we need to have $f \in C^5$ in the previous theorem, which is stronger than for the Moran process. The main explanation comes from the calculation of $E[(X_{n+1}^J - x)^k | X_n^J = x]$, for which for the Wright-Fisher discrete process it is no longer of the order of $\frac{1}{J^k}$. Let us give some details.

First consider the moments $\{E[(X_{n+1}^J - x)^k | X_n^J = x]\}_{k \leq 5}$:

$$\begin{aligned} E[X_{n+1}^J - x | X_n^J = x] &= m(p-x) + \frac{sx(1-x)}{1+sx} \\ E[(X_{n+1}^J - x)^2 | X_n^J = x] &= \frac{1}{J}x(1-x) + \frac{1}{J} \left(m(p-x) + \frac{sx(1-x)}{1+sx} \right) \\ &\quad + \left(m(p-x) + \frac{sx(1-x)}{1+sx} \right)^2 + O\left(\frac{1}{J^3}\right) \\ E[(X_{n+1}^J - x)^3 | X_n^J = x] &= x(x-1)(2x-1)\frac{1}{J^2} \\ &\quad - \frac{1}{J}3x(x-1)(m(p-x) + sx(1-x)) + O\left(\frac{1}{J^3}\right) \\ E[(X_{n+1}^J - x)^4 | X_n^J = x] &= \frac{1}{J^2}3x^2(1-x)^2 + O\left(\frac{1}{J^3}\right) \\ E[(X_{n+1}^J - x)^5 | X_n^J = x] &= O\left(\frac{1}{J^3}\right). \end{aligned}$$

To get a quantity of the order of $\frac{1}{J^3}$ we need to go to the fifth moment of $X_{n+1}^J - x$, so in the Taylor development we need to have f in C^5 . Then,

$$\begin{aligned}
 L^1 f(x) &= \frac{x(1-x)}{2J} f^{(2)}(x) + sx(1-x) + m(p-x) f^{(1)}(x) \\
 L^2 f(x) &= \frac{(x(1-x))^2}{4J^2} f^{(4)}(x) \\
 &\quad + \left[\frac{2(1-2x)x(1-x)}{4J^2} + \frac{2x(1-x)(sx(1-x) + m(p-x))}{2J} \right] f^{(3)}(x) \\
 &\quad + \left[\frac{-2x(1-x)}{4J^2} \right. \\
 &\quad \quad \left. + \frac{2x(1-x)(s(1-2x) - m) + (1-2x)(sx(1-x) + m(p-x))}{2J} \right. \\
 &\quad \quad \left. + \frac{(sx(1-x) + m(p-x))^2}{4J^2} \right] f^{(2)}(x) \\
 &\quad + \left[\frac{-2sx(1-x)}{2J} \right. \\
 &\quad \quad \left. + (s(1-2x) - m)(sx(1-x) + m(p-x)) \right] f^{(1)}(x) \\
 L^3 f(x) &= O\left(\frac{1}{J^3}\right).
 \end{aligned}$$

We are now able to give the expression of the $\{\gamma_j\}_{j \in \{1,2,3,4\}}$, as in the lemma 1.

Lemma 5.

It exists bounded functions of x , $\{\gamma_j\}_{j \in \{1,2,3\}}$ such as when J is big enough,

$$\|(S_1 - T_1)f\|_J \leq |\gamma_1^J| \|f^{(1)}\|_J + |\gamma_2^J| \|f^{(2)}\|_J + |\gamma_3^J| \|f^{(3)}\|_J + \frac{K_1}{J^3}$$

where for $i = 1, \dots, 3$, $|\gamma_i^J|$ is of the order of $\frac{1}{J^2}$.

Proof. The proof of this lemma is exactly the same as in lemma 1. Just the calculations are a little bit more tedious:

$$\begin{aligned}
 \gamma_1^J &= \frac{-sx(1-x)}{J} + (s(1-2x) - m)(sx(1-x) + m(p-x)) \\
 \gamma_2^J &= \frac{-x(1-x)}{4J^2} + \frac{xs(6x^2 - 7x + 1) + m(4x^2 - 2xp - x - p)}{4J} + O\left(\frac{1}{J^3}\right) \\
 \gamma_3^J &= \frac{x(x-1)(2x-1)}{12J^2} + O\left(\frac{1}{J^3}\right) \\
 \gamma_4^J &= O\left(\frac{1}{J^3}\right)
 \end{aligned}$$

□

The end of the proof follow exactly the same pattern.

□

So the Wright-Fisher dynamics causes harder calculations than the Moran model but the spirit of the proof is the same. All the methods studied in this paper can be adapted in order to treat the Wright-Fisher model.

Acknowledgments.

We deeply thank two anonymous referees, the associate editor and editor for all their comments, recommandations and corrections. It greatly improved the presentation of the paper. This work has been (partially) supported by the Project EFI ANR-17-CE40-0030 of the French National Research Agency.

7. RÉFÉRENCES

- 7
7
- CHUMLEY, O., T.AND AYDOGMUS, A. MATZAVINOS et A. ROITERSHTEIN. 2018, «Moran-type bounds for the fixation probability in a frequency-dependent Wright-Fisher model», *J. Math. Biol.*, vol. 76, 1-2, doi:10.1007/s00285-017-1137-2, p. 1–35, ISSN 0303-6812. URL <https://doi.org/10.1007/s00285-017-1137-2>. 7
- DANINO, M. et N. SHNERB. 2018a, «Fixation and absorption in a fluctuating environment», *Journal of theoretical biology*, vol. 441, p. 84–92. 2
- DANINO, M. et N. SHNERB. 2018b, «Theory of time-averaged neutral dynamics with environmental stochasticity», *Physical Review E*, vol. 97, 4, p. 042 406. 2
- DANINO, M., N. SHNERB, S. AZAELE, W. KUNIN et D. KESSLER. 2016, «The effect of environmental stochasticity on species richness in neutral communities», *Journal of Theoretical biology*, vol. 409, p. 155–164. 2
- DAWSON.DA. 2009, *Stochastic Population Systems*, Summer school in probability at PIMS-UBC, 8 June-3 July. 1
- DEPPERSCHMIDT, A., A. GREVEN, et P. PFAELHUBER. 2012, «Tree- valued fleming-viot dynamics with mutation and selection.», *Ann. Appl.Probab.*, , 22, p. 2560–2615. 2
- ETHERIDGE, A. M. 2011, *Some Mathematical Models from Population Genetics*, Springer,Heidelberg. 3, 5
- ETHIER, S. et F. NORMAN. 1977a, «Error estimate for the diffusion approximation of the wright-fisher model», *Proc.Natl.Acad.Sci.USA*, vol. 74, 11, p. 5096–5098. 2, 5
- ETHIER, S. et M. NORMAN. 1977b, «Error estimate for the diffusion approximation of the wright-fisher model», *Genetics*, vol. 74, 11, p. 5096–5098. 2, 5
- ETHIER, S. N. 1976, «A class of degenerate diffusion processes occurring in population genetics», *Comm. Pure Appl. Math.*, vol. 29, 5, doi:10.1002/cpa.3160290503, p. 483–493, ISSN 0010-3640. URL <https://doi.org/10.1002/cpa.3160290503>. 1, 11

- ETHIER, S. N. et T. G. KURTZ. 1986, *Markov processes, Characterization and convergence*, Wiley Series in Probability and Mathematical Statistics: Probability and Mathematical Statistics, John Wiley & Sons, Inc., New York, ISBN 0-471-08186-8, x+534 p., doi:10.1002/9780470316658. URL <https://doi.org/10.1002/9780470316658>. 1
- ETHIER, S. N. et T. NAGYLAKI. 1989, «Diffusion approximations of the two-locus Wright-Fisher model», *J. Math. Biol.*, vol. 27, 1, doi:10.1007/BF00276078, p. 17–28, ISSN 0303-6812. URL <https://doi.org/10.1007/BF00276078>. 1
- ETIENNE, R. 2005, «A new sampling formula for neutral biodiversity», *Ecology letters*, vol. 8, 3, p. 253–260. 2
- ETIENNE, R. et H. OLFF. 2004, «A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory», *Ecology Letters*, vol. 7, 3, p. 170–175. 2, 6
- EWENS, W. et J. WARREN. 2004, *Mathematical population genetics. I, Interdisciplinary Applied Mathematics*, vol. 27, 2 éd., Springer-Verlag, New York, ISBN 0-387-20191-2, xx+417 p., doi:10.1007/978-0-387-21822-9. URL <https://doi.org/10.1007/978-0-387-21822-9>, theoretical introduction. 2
- FELLER, W. 1954, «Diffusion processes in one dimension», *Trans.Am.Math.soc.*, vol. 77, p. 1–30. 15
- FISHER, R. 1922, «On the dominance ratio», *Proc. Roy. Soc Edinburgh*, , 42, p. 321–341. 1, 4
- FISHER, R. 1930, «The genetical theory of natural selection», *Clarendon Press, Oxford*. 1, 4
- FUNG, T., J. O'DWYER et R. CHISHOLM. 2017, «Species-abundance distributions under colored environmental noise», *J. Math. Biol.*, vol. 74, 1-2, doi:10.1007/s00285-016-1022-4, p. 289–311, ISSN 0303-6812. URL <https://doi.org/10.1007/s00285-016-1022-4>. 2
- HUBBELL, S. 2001, *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography.*, Springer, Princeton University Press, Princeton, NJ. 3
- JABOT, F., A. GUILLIN et A. PERSONNE. 2018, «On the simpson index for the moran process with random selection and immigration», ArXiv:1809.08890. 2, 7
- KALYUZHNY, M., R. KADMON et N. SHNERB. 2015, «A neutral theory with environmental stochasticity explains static and dynamic properties of ecological communities», *Ecology letters*, vol. 18, 6, p. 572–580. 2, 3
- KIMURA.M. 1983, *The Neutral Theory of Molecular Evolution.*, Cambridge university press, Cambridge CB2 2RU UK. 1
- MORAN, P. A. P. 1958, «Random processes in genetics», *Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society.*, vol. 54, 1, p. 60–71. 1, 3
- NORMAN, M. F. 1977, «Ergodicity of diffusion and temporal uniformity of diffusion approximation», *J. Appl. Probability*, vol. 14, 2, doi:10.2307/3213013, p. 399–404, ISSN 0021-9002. URL <https://doi.org/10.2307/3213013>. 5

- SIMPSON, E. 1949, «Measurement of diversity», *Nature*, , 163, p. 688. [6](#)
- WRIGHT, S. 1931, «Evolution in mendelian populations», *Genetics*, , 16, p. 97–159. [1](#), [4](#)
- WRIGHT, S. 1945, «The differential equation of the distribution of gene frequencies», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, , 31, p. 382–389. [1](#), [4](#)
- W.STROOCK, D. et S. VARADHAN. 1997, *Multidimensional Diffusion Process*, Springer. [1](#)

4.3 Article 3 : Moran model with random switching

Cet Article a été co-écrit avec Arnaud Guillin et Edouard Strickler.

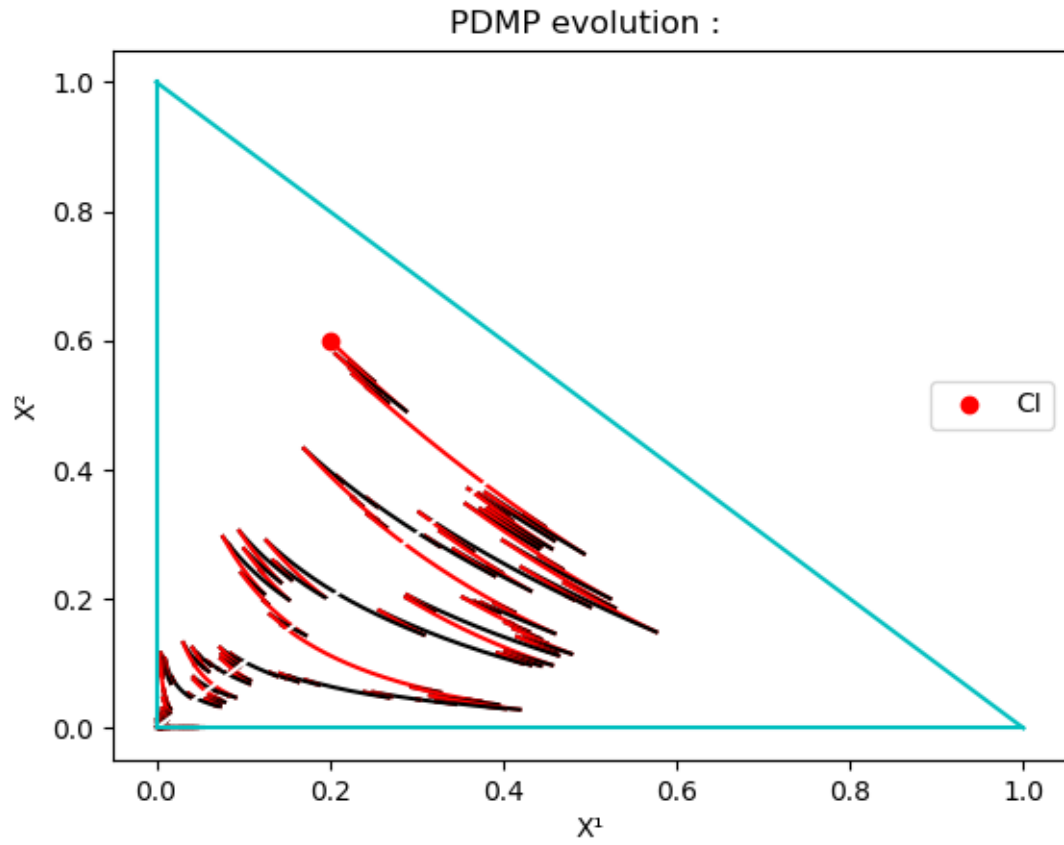


FIGURE 4.3 – PDMP

PERSISTENCE IN THE MORAN MODEL WITH RANDOM SWITCHING

ABSTRACT. The paper is devoted to the study of the asymptotic behaviour of Moran process in random environment, say random selection. In finite population, the Moran process may be degenerate in finite time, thus we will study its limiting process in large population which is a Piecewise Deterministic Markov Process, when the random selection is a Markov jump process. We will then study its long time behaviour via the stochastic persistence theory of [Benaïm \[2018\]](#). It will enable us to show that persistence can occur, i.e. asymptotic coexistence of all species, when there are enough switching possibilities. This is true even if one species has never a predominant selection.

Key words : random selection, PDMP, Stochastic Persistence, Moran Process

INTRODUCTION

Population dynamics is a complex phenomenon in which environment plays a determining role. In particular, environmental fluctuations may be a determining factor to conserve biodiversity. Some works on this subject, such as [Kalyuzhny et al. \[2015\]](#), [Jabot and Lohier \[2016\]](#), have already highlighted its influence on a population evolution and its primary role in the stability of ecosystems. From a theoretical point of view, it has also been proved that environmental fluctuations may permit coexistence in models where a constant environment does not ([Armstrong and McGehee \[1976\]](#), [de Mottoni and Schiaffino \[1981\]](#), [Chesson \[1982\]](#), [Danino et al. \[2018\]](#) and [Chesson and Warner \[1981\]](#)).

Among all these mathematical models able to include environmental variations, one of the most known in ecology but also in population genetics is the Moran model [Moran \[1958\]](#) with selection and immigration. It is a birth and death process: in a given population, an individual is chosen to die uniformly in the population and then a child chooses his parent proportionally to the abundance in the previous population. Environment influences birth (and eventually death), each species has a fitness that gives individuals of the same species more or less probabilities of being chosen as parents compared to the neutral case. The fitness changes randomly through time, and

are modeled by a Markov chain.

Immigration represents interactions between the community studied and the external environment, its main role is to introduce new species or reintroduce a species and so to conserve biodiversity. One can also consider mutation, but in fact it has the same impact on the process, as we are in a fixed population size. Without immigration (or mutation) and for a fixed population size, it well known that a species invade definitively the community in a finite time [Kluth and Baake \[2013\]](#). But what happen for large population? Our objective is to prove that, in the large population limit (i.e the population size goes to infinity), environmental fluctuations can be sufficient to conserve biodiversity in the Moran model. It will be done through the notion of stochastic persistence developed by Benaïm and Schreiber in [Schreiber et al. \[2011\]](#) and in [Benaïm \[2018\]](#).

Let us present the structure of the paper and the main results we obtain. In a first section, we present the Moran Model with random selection and we obtain a quantitative approximation of this discrete process (rescaled in time with respect to the size of the population) in the limit in large population towards a particular Piecewise Deterministic Markov Process (PDMP), which is the content of Section 1 and particularly Theorem 2. We thus have to study this PDMP in which only the selection parameter is random and is a pure jump Markov process. For two species the PDMP is the following (we only need to follow the dynamic of one species):

$$\begin{cases} \frac{dX_t}{dt} = s_t \frac{X_t(1 - X_t)}{1 + s_t X_t} \\ \mathbb{P}_{x,s}(s_{t+h} = s_k | s_t = s_j) = q_{j,k}h + o(h) \quad \text{if } j \neq k \end{cases} \quad (1)$$

where s_t is our selection jump Markov process taking values in some finite space.

In order to understand the long time behavior of this process, it is first particularly informative to understand this dynamic when the selection is constant, which is done in Section 2.

Then we will consider the long time behavior when the selection is a jump Markov process. To this end we introduce in Section 3 the notion of conservation of biodiversity, taken from Schreiber [Schreiber \[2012\]](#), see also [Schreiber et al. \[2011\]](#). We use the the definition of stochastic persistence [Benaïm \[2018\]](#) which (roughly) asserts that the process spend (a.s.) an infinite time away from the absorbing boundaries.

Section 4 is dedicated to the case where there are two species and a switch between two different environments. It is sufficient as more possible values of the environment may be captured by this setting, as the important feature is to switch from one favorable environment to a defavorable one. Proposition 1 gives explicit condition to get stochastic persistence or extinction of one of

the species. For example, in Example 1, when the jump rates are constant and equal, stochastic persistence is ensured as soon as the two values of the selection process satisfies $-s_1 < s_2 < -s_1/(1 + s_2)$, that we illustrate numerically.

The general case is treated (partially) in Section 5, where are exhibited conditions under which a species may go to extinction or one species invade the other ones. However criterion for stochastic persistence given by [Benaïm \[2018\]](#) are quite difficult to handle in more than 2 species as it requires the explicit knowledge of all the ergodic measures. Therefore we consider and detail the case of 3 species in Section 6. When there are only two different environments, unfortunately there is no stochastic persistence. However some interesting phenomenon takes place such as a specie never favored nor defavored may nevertheless invade the community. Turning to three different environments we exhibit numerical conditions under which stochastic persistence occurs.

An appendix gathers the proof of Theorem 2 and some useful lemma.

1. MORAN MODEL WITH SELECTION AND IMMIGRATION AND ITS LARGE POPULATION LIMIT

1.1. Presentation of the model.

The Moran process was introduced in population genetics in 1958 [Moran \[1958\]](#) to describe the probabilistic dynamics in a constant size population in which many alleles compete for dominance. Similarly, it models the stochastic dynamics of a population in which several species coexist. In this section we describe in details the discrete model, i.e. the Moran process. A particularity of this model is that an event occurs at each time step. More precisely each event corresponds to the death of an individual and the birth of another who replaces it.

We consider a population, whose size is constant over time equal to J , composed of $S + 1$ species . The proportion of the i species at the n^{th} event is denoted X_n^i , $i \in \mathbb{S} = \{1, \dots, S + 1\}$, $n \in \mathbb{N}$.

As usual once we know $(X_n^i)_{i=1, \dots, S}$, we deduce the proportion for the last species, $X_n^{S+1} = 1 - \sum_{i=1}^S X_n^i$. We denote by $X_n = (X_n^i)_{i=1, \dots, S}$ the species vector or abundance vector. The dynamics of evolution follows the following pattern at the step n :

- (1) The individual designated to die is chosen uniformly among the community.
- (2) It is replaced by an individual that chooses its parent randomly in the community. The parent is then of the species i with probability

$$\frac{X_n^i(1 + s_n^i)}{1 + \sum_{k=1}^{S+1} X_n^k s_n^k}.$$

The $(s_n^i)_{i \in \mathbb{S}}$ are the selection parameters (or fitness) which evolve through time. They can be seen as an advantage (or a disadvantage) giving more weight to the i^{th} species. In a neutral case, where all the species have the same fitness, the above probability is equal to X_n^i , meaning that no species is advantaged.

We denote by s_n , the environment at step n , i.e the vector having for i^{th} coordinate s_n^i . In the following, $(s_n)_{n \geq 0}$ will be a Markov chain taking values in a finite space E with cardinality K . Furthermore, we assume that for all $n \geq 0$, $s_n^{S+1} = 0$. Indeed, we can obtain it from any configuration by changing all the coefficients by $s_n^i = \frac{\tilde{s}_n^i - \tilde{s}_n^{S+1}}{1 + \tilde{s}_n^{S+1}}$. This assumption forces, if we take initially positive fitness, that the coefficients belong to the set $] - 1; \infty[$.

We assume throughout this work that $(s_n)_{n \geq 0}$ is autonomous, meaning that its evolution does not depend on $(X_n)_{n \geq 0}$. We further define U_n as the vector composed of X_n and s_n .

This model therefore describes a Markovian dynamic in which a species invades definitively the community almost surely in a finite time. This is due to the absence of immigration. Some works, such as [Danino and Shnerb \[2018\]](#) and [Danino et al. \[2018\]](#), give an estimation of the absorbing time in non random environment. However, the invasion time is increasing with the population size J . Our main goal is to understand the behaviour of the process when the population is large. Do environmental switch improve or reduce biodiversity?

The species vector $(X_n)_{n \geq 0}$ is a Markovian random process. Let us describe the transition probabilities. Let x be the vector having for coordinate i , x^i . Denote $\Delta = \frac{1}{J}$, so for the i species:

$$P_{x^i+} = \mathbb{P}(X_{n+1}^i = x^i + \Delta | U_n = (x, s_n)) = (1 - x^i) \frac{x^i(1 + s_n^i)}{1 + \sum_{k=1}^{S+1} x^k s_n^k},$$

$$P_{x^i-} = \mathbb{P}(X_{n+1}^i = x^i - \Delta | U_n = (x, s_n)) = x^i \left(1 - \frac{x^i(1 + s_n^i)}{1 + \sum_{k=1}^{S+1} x^k s_n^k} \right),$$

$$P_{x^i+x^j-} = \mathbb{P}(\{X_{n+1}^i = x^i + \Delta\} \cap \{X_{n+1}^j = x^j - \Delta\} | U_n = (x, s_n)) = x^j \left(\frac{x^i(1 + s_n^i)}{1 + \sum_{k=1}^{S+1} x^k s_n^k} \right).$$

When the population size J is big, understanding the temporal evolution of the population is not easy from a mathematical and computing point of view. Thus we will approach the dynamics of this model by a continuous-time random differential equation when the population is large.

1.2. **In large population.** Let us start with the following proposition that characterises the order (relative to J) of the expectation, variance, and covariance of the abundance variation of a species during an event:

Proposition 1.

Let $\Delta_t = \frac{1}{J}$ and $n = tJ$. When J goes to infinity, we have :

- (1) $E[X_{n+1}^i - X_n^i | U_n = (x, s_n)] = \frac{1}{J} x^i \left(s_n^i - \sum_{k=1}^S x^k s_n^k \right) \left(1 + \sum_{k=1}^S x^k s_n^k \right)^{-1}$,
- (2) $Var[X_{n+1} - X_n | X_n = (x, s_n)] = O\left(\frac{1}{J^2}\right)$,
- (3) $Cov[X_{n+1}^i, X_{n+1}^l | U_n = (x, s_n)] = O\left(\frac{1}{J^2}\right)$.

This proposition shows that the expectation is of the order of $\frac{1}{J}$ whereas the variance is of order $\frac{1}{J^2}$. Considering a scale in $\frac{1}{J}$, the variation of variance over a time step becomes negligible in large population limit. Thus, we should obtain a limit process where only s could be random. With this choice, we keep a selection independent of the size of the population and the limit process is usually called the "strong selection approximation", see [Ethier and Nagylaki \[1989\]](#) and [Kimura \[1964\]](#). It is opposed to another possible choice, the "weak selection approximation", which consists in considering the selection inversely proportional to the size of the population. The paper [Guillin et al. \[2018\]](#) deals with this other possibility.

To emphasise the dependence on J , we use in this section the notation $U_n^J = (X_n^J, s_n^J)$. We give an approximation result under the following assumption.

Assumption 1. There exists a finite set E such that, for all J , the process $(s_n^J)_{n \geq 0}$ is an autonomous Markov chain defined on E . Moreover, if we denote by $P_{s,s'}^J$ the transition probability of $(s_n^J)_{n \geq 0}$, then for all $s \neq s'$, there exist $\alpha_s > 0$ and $Q_{s,s'} \geq 0$ such that

$$\lim_{J \rightarrow \infty} J P_{s,s'}^J = \alpha_s Q_{s,s'}.$$

We consider the rescaled piecewise linear extension $\tilde{s}_t^J = s_{[tJ]}^J$ of $(s_n^J)_{n \geq 0}$. Let denote by $P_{\tilde{s}^J}(s, s', t)$ the transition probabilities of \tilde{s}^J , then for all $s \neq s'$,

$$\lim_{J \rightarrow \infty} P_{\tilde{s}^J} \left(s, s', \frac{1}{J} \right) \times J = \alpha_s Q(s, s').$$

We also consider the interpolated continuous-time process $(\tilde{X}_t^J)_{t \geq 0}$ of $(X_n^J)_{n \geq 0}$ defined by

$$\tilde{X}_t^J = X_{[tJ]}^J + J \left(t - \frac{[tJ]}{J} \right) \left(X_{[tJ]+1}^J - X_{[tJ]}^J \right),$$

and we set $(\tilde{U}_t^J)_{t \geq 0} = (\tilde{X}_t^J, \tilde{s}_t^J)_{t \geq 0}$. Theorem 2 below means, under Assumption 1, when J tends to infinity the sequence of processes $(\tilde{U}_t^J)_{t \geq 0}$ converges

towards $(U_t)_{t \geq 0} = (X_t, s_t)_{t \geq 0}$, where $(X_t)_{t > 0}$ is solution of

$$\begin{pmatrix} dX_t^1 \\ \vdots \\ dX_t^S \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} X_t^1 \frac{s_t^1 - \sum_{k \in \mathcal{S}} X_t^k s_t^k}{1 + \sum_{k \in \mathcal{S}} X_t^k s_t^k} \\ \vdots \\ X_t^S \frac{s_t^S - \sum_{k \in \mathcal{S}} X_t^k s_t^k}{1 + \sum_{k \in \mathcal{S}} X_t^k s_t^k} \end{pmatrix} dt \quad (2)$$

and $(s_t)_{t \geq 0}$ is a continuous time Markov chain with αQ for generator.

The process $(U_t)_{t \geq 0}$ is a *Piecewise Deterministic Markov Processes* (PDMP). It evolves according to the deterministic dynamics of the equation (2) for some s fixed during a random time with exponential distribution. Then its behavior changes and adopts another dynamic when the parameter s switches. This kind of process was introduced by Davis [Davis \[1984\]](#). The PDMPs' have become ubiquitous in stochastic modelling of various phenomena. They are applied to neuroscience [Pakdaman et al. \[2010a\]](#), [Pakdaman et al. \[2010b\]](#), [Pakdaman et al. \[2012\]](#), genetics [Crudu et al. \[2012\]](#), ecology [Benaïm and Lobry \[2016\]](#), internet traffic [Chafaï et al. \[2010\]](#), [Fontbona et al. \[2012\]](#), [Fontbona et al. \[2016\]](#), [Bardet et al. \[2013\]](#). See also [Azaïs et al. \[2014\]](#), [Benaïm et al. \[2015\]](#) and [Cloeze et al. \[2017\]](#) and the references therein for more details and applications.

For $(U_t)_{t > 0}$ and more generally for Markov processes, we use the following standard notations. If μ is a probability measure, we let \mathbb{P}_μ denote the law of $(U_t)_{t > 0}$ knowing that U_0 has distribution μ , and \mathbb{E}_μ denote the associated expectation. In the special case where $\mu = \delta_{(x,s)}$, then we write $\mathbb{P}_{x,s}$ instead of $\mathbb{P}_{\delta_{x,s}}$.

Consider now the process $(Z_t^J)_{t \geq 0} = (U_{t/J})_{t \geq 0}$, taking values in $\mathcal{I} = [0,1] \times E$. Its generator acts on f in $\mathcal{C}^1(\mathcal{I})$ as :

$$\begin{aligned} Lf(x, s) &= \frac{sx(1-x)}{(1+sx)J} \frac{\partial}{\partial x} f(x, s) + \sum_{s' \in E} \frac{\alpha_s Q_{s,s'}}{J} (f(x, s') - f(x, s)) \\ &= L_C f(x, s) + L_D f(x, s) \end{aligned}$$

Recall that our aim is to compare $(\tilde{U}_t^J)_{t \geq 0}$ with $(U_t)_{t \geq 0}$. We will be interested in quantities of the type

$$\mathbb{E}_{x,s} \left[f \left(\tilde{U}_t^J \right) - f(U_t) \right],$$

for $f : \mathcal{I} \rightarrow \mathbb{R}$ regular enough and $(x, s) \in I_J \times E$, where $I_J = \{\frac{i}{J} : i = 0, 1, 2, \dots, J\}$ is the state space of $(X_n^J)_{n \geq 0}$. On the space of continuous functions $f : \mathcal{I} \rightarrow \mathbb{R}$, we consider the semi-norm $\|f\|_J = \max_{(x,s) \in I_J \times E} |f(x, s)|$.

For $k \geq 1$, we say that $f : \mathcal{I} \rightarrow \mathbb{R}$ is of class C^k if for all s , the map $f_s : x \mapsto f(x, s)$ is of class C^k . In that case, we denote by $f^{(k)}$ the application defined on \mathcal{I} by $f^{(k)}(x, s) = f_s^{(k)}(x)$.

The following theorem gives an estimation of the error of approximation of our initial Moran process by our PDMP.

Theorem 2. *There exist a function $q : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ at most exponential and a function $k : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ linear in time such that for all $f \in C^3(\mathcal{I})$, for all $t \geq 0$,*

$$\begin{aligned} \max_{(x,s) \in I_J \times E} \mathbb{E}_{x,s}[f(\tilde{U}_t^J) - f(U_t)] &\leq \frac{qt}{J} \left(\|f\|_J + \|f^{(1)}\|_J + \|f^{(2)}\|_J \right) \\ &\quad + k_t \max_{s,s' \in E} \left| JP_{s,s'} - \alpha_s Q_{s,s'} \right| \|f\|_J + O\left(\frac{1}{J^2}\right) \end{aligned}$$

The sketch of the proof is the same as in the article [Gackou et al. \[2019\]](#). The complete proof is in appendix. To understand the general dynamic of the PDMP, we first study the vector field of the equation (2) for a non random environment. The following section is dedicated to this study.

2. VECTOR FIELD FOR CONSTANT PARAMETERS.

In all this section, we assume that s is a constant process. In particular, $(X_t)_{t>0}$ is a deterministic process, solution of the ODE

$$\begin{pmatrix} \frac{dX_t^1}{dt} \\ \vdots \\ \frac{dX_t^S}{dt} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} X_t^1 \frac{s^1 - \sum_{k \in \mathbb{S}} X_t^k s^k}{1 + \sum_{k \in \mathbb{S}} X_t^k s^k} \\ \vdots \\ X_t^S \frac{s^S - \sum_{k \in \mathbb{S}} X_t^k s^k}{1 + \sum_{k \in \mathbb{S}} X_t^k s^k} \end{pmatrix} \quad (3)$$

Let us first define the space where the process X_t evolves:

$$\mathcal{E} = \{X \in \mathbb{R}_+^S : \sum_{i=1}^S X^i \leq 1\}.$$

Note that \mathcal{E} can also be seen as the unit simplex in dimension $S+1$: $\mathcal{E} \simeq \Delta = \{X \in \mathbb{R}_+^{S+1} : \sum_{i=1}^{S+1} X^i = 1\}$. That is why, for $X \in \mathcal{E}$, we set $X^{S+1} = 1 - \sum_{i=1}^S X^i$.

For $1 \leq i \leq S+1$, we let \mathcal{E}_0^i be the extinction set of species i :

$$\mathcal{E}_0^i = \{X \in \mathcal{E} : X^i = 0\}.$$

We also denote by \mathcal{E}_0 the extinction set, i.e the set where at least one species is extinct:

$$\mathcal{E}_0 = \bigcup_{i=1}^{S+1} \mathcal{E}_0^i.$$

For $1 \leq S$, let e_i denote the i^{th} vector of the standard basis and set $e_{S+1} = 0$. The point e_i correspond to the invasion of species i , that is, species i is the only species in the system. Note that when we see the process as a process in Δ , e_{S+1} is the $(S+1)^{th}$ vector of the standard basis. Finally, we set

$\mathcal{E}_+^i = \mathcal{E} \setminus \mathcal{E}_0^i$, the set where species i is not extinct and $\mathcal{E}_+ = \mathcal{E} \setminus \mathcal{E}_0$ the set where none of the species is extinct.

Let us remark that \mathcal{E}_0 corresponds to the edges of the set \mathcal{E} , and \mathcal{E}_+ to the interior of \mathcal{E} . It is also easily seen that \mathcal{E} , \mathcal{E}_0^i , \mathcal{E}_0 , \mathcal{E}_+^i and \mathcal{E}_+ are invariant sets for X_t i.e $X_t \in \mathcal{E}$ (respectively \mathcal{E}_0^i , \mathcal{E}_0 , \mathcal{E}_+^i , \mathcal{E}_+) if and only if $X_0 \in \mathcal{E}$ (respectively \mathcal{E}_0^i , \mathcal{E}_0 , \mathcal{E}_+^i , \mathcal{E}_+).

The following theorem states that when the environment does not switch, the species with the highest fitness will invade the community.

Theorem 3.

Let X_t be the solution of (3). Assume that $s^k \neq s^j$ for all $j \neq k$ and set $m = \arg \max_{i \leq S+1} s^i$.

Then if $X_0^m > 0$, X_t converges to e_m .

Proof. By assumption, $s^m > s^j$ for all $j \neq m$. In particular, this implies that $s^m \geq \sum_{j=1}^S s^j X^j$, with strict inequality as soon as $X^m \neq 1$. In particular, $\frac{dX_t^m}{dt} \geq 0$, and thus X_t^m is non-decreasing. Since X_t^m is bounded above by 1, we conclude that X_t^m converges to some X^m and $\frac{dX_t^m}{dt}$ goes to 0. Now assume that $X_0^m > 0$, then since X_t^m is increasing, $X^m > 0$. Thus $\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{dX_t^m}{dt} = 0$ implies that $\lim_{t \rightarrow \infty} \sum_{j=1}^{S+1} (s^m - s^j) X_t^j = 0$, which due to $s^m > s^j$ implies that $\lim_{t \rightarrow \infty} X_t^j = 0$ for all $j \neq m$. This concludes the proof. \square

Remark 1. One can actually prove that X_t converges to e_m exponentially fast, with rate $\Lambda := -\min_{k \neq m} \frac{(s^m - s^k)}{1 + s^m}$. For a proof of this result, we refer to theorem 9.

Remark 2. If some fitnesses are the same, i.e. $s^j = s^i$ for some $i \neq j$, then the same proof shows that all the species that do not have the best fitness go to extinction. In other words, for all i such that $s^i < s^m$, species i goes to extinction.

Figures 1 and 2 give some examples of vector fields and the trajectories for different initial conditions for one particular vectors field.

The following sections deal with the random process with switched environments. First we treat the case of two species, which is basic but essential to understand the behavior of our population with more species.

3. GENERAL FRAMEWORK AND TOOLS

In this section, $(s_t)_{t>0}$ is Markovian jump process taking values in a finite space $E = \{s_1, \dots, s_K\}$ and having for generator $(Q_{i,j})_{1 \leq i,j \leq K}$. Let s_j^i be the selection parameter of the i^{th} species in environment s_j .

In the discrete model, even if $(s_t)_{t>0}$ is a Markov chain, one species invades the community in a finite time almost surely. This property may still be

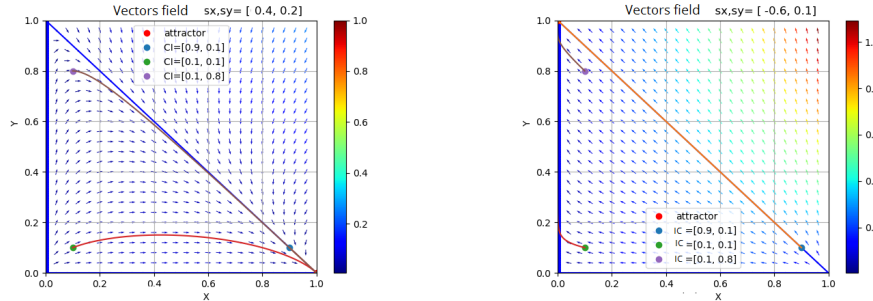


FIGURE 1. Vectors fields and trajectories for different initial conditions (3 species)

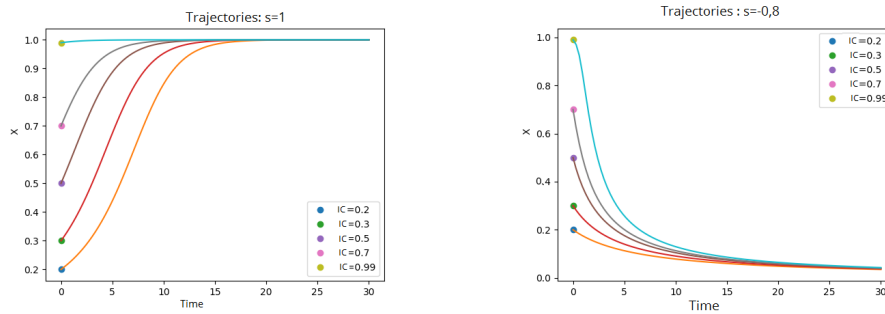


FIGURE 2. Trajectories of X_t for different initial conditions ($S=2$).

preserved in weak selection (see for example [Guillin et al. \[2018\]](#), where examples are given on the selection process leading to a reachable boundary).

In strong selection, even if the selection is deterministic, it is impossible for a species to reach the extinction set in finite time but the process may concentrate in a neighbourhood of extinction and no longer emerge over time, i.e., extinction occurs at an infinite horizon and it is equivalent to a loss of biodiversity. In the following, we prove that under some assumptions, in strong selection it is possible to conserve biodiversity in the community. Moreover we give some information on the long time behavior of the process.

3.1. General framework. In this part, we recall some recent results of [Benaïm \[2018\]](#) that will be used in the paper. With the notations of the previous section, we set $M = \mathcal{E} \times E$, $M_0 = \mathcal{E}_0 \times E$ and $M_+ = M \setminus M_0$. We define in a similar way M_0^i and M_+^i .

We consider the process $(U_t)_{t>0} = (X_t, s_t)$ on M starting from (x, s) and defined by :

$$\begin{cases} \frac{dX_t}{dt} = G_{s_t}(X_t) \\ \mathbb{P}_{x,s}(s_{t+h} = s_k | s_t = s_j) = q_{j,k}h + o(h) \quad \text{if } j \neq k \end{cases} \quad (4)$$

with $G_s^i(X) = X^i F_s^i(X)$ and $F_s^i(X) = \frac{s^i - \sum_{k=1}^S s^k X^k}{1 + \sum_{k=1}^S s^k X^k}$ and $q_{j,k}$ are the generator coefficients of the Markovian jump process.

Finally let $(\Pi_t^u)_{t>0}$ be the empirical occupation measure of the process $(U_t)_{t \geq 0}$, for $U_0 = u = (x, s)$, defined by

$$\Pi_T^u(B) = \frac{1}{T} \int_0^T \mathbb{1}_{\{U_t \in B\}} ds, \quad \forall B \in \mathcal{B}(M)$$

3.2. Stochastic Persistence.

The following definition follows from [Schreiber \[2012\]](#).

Definition 1. The family $\{(U_t)_{t>0}, U_0 \subset M^+\}$ is *stochastically persistent* with respect to M_0 if for all $\epsilon > 0$ there exists a compact set $K_\epsilon \in M^+$ such that for all u in M^+ :

$$\mathbf{P}(\liminf_{t \rightarrow 0} \Pi_t^u(K_\epsilon) \geq 1 - \epsilon) = 1$$

This definition means that all the species, initially present, stay away from the extinction set over arbitrary long periods of time. Persistence with respect to M_0^i is defined in the same way.

Definition 2. A probability measure is said to be ergodic for a Markovian process if it is invariant and extremal for the process, meaning that it cannot be written as a nontrivial convex combination of other invariant measures. For a Borelian set B of M , we denote by $\mathcal{P}_{erg}(B)$ the space of ergodic probability measure such as for all μ in $\mathcal{P}_{erg}(B)$, $\mu(B) = 1$.

We recall the definition given in [Benaïm \[2018\]](#) of the invasion rates with respect to an ergodic probability measure in $\mathcal{P}_{erg}(M_0)$.

Definition 3. For $\mu \in \mathcal{P}_{erg}(M_0)$, we introduce $\mu_j(B) = \mu(B \times s_j)$. The *invasion rate of species i with respect to μ* is defined by :

$$\lambda_i(\mu) = \sum_{1 \leq j \leq K} \int_{M_0} F_{s_j}^i(x) d\mu_j(x).$$

Remark 3. The intuition behind these quantities is the following. On the one hand, from equation (4), we see that whenever $X_0^i \neq 0$, one has

$$\frac{1}{t} \log(X_t^i) = \frac{1}{t} \int_0^t F_{s_u}^i(X_u) du + \frac{1}{t} \log(X_0^i).$$

In particular,

$$\frac{1}{t} \log(X_t^i) \sim \frac{1}{t} \int_0^t F_{s_u}^i(X_u) du$$

as $t \rightarrow \infty$. On the other hand, Birkhoff ergodic's Theorem states that for $\mu \in \mathcal{P}_{erg}(M_0)$, for μ almost every u_0 , \mathbb{P}_{u_0} almost surely,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t F_{s_u}^i(X_u) du = \sum_{1 \leq j \leq K} \int_{M_0} F_{s_j}^i(x) d\mu_j(x) = \lambda^i(\mu).$$

Thus, $\lambda^i(\mu)$ represent an exponential growth rate of species i near M_0^i .

The following theorem is a consequence of [Benaïm, 2018, Th. 6.1]. It gives sufficient conditions for the process to be persistent with respect to M_0^i and M_0 , respectively.

Theorem 4. (1) Assume that for all $\mu \in \mathcal{P}_{erg}(M_0^i)$, $\lambda^i(\mu) > 0$. Then the process given by (4) is H -persistent with respect to M_0^i .
 (2) Assume that there exists positive numbers $\{c^i, 1 \leq i \leq S + 1\}$ such that, for all $\mu \in \mathcal{P}_{erg}(M_0)$,

$$\sum_{1 \leq i \leq S+1} c^i \lambda_i(\mu) > 0.$$

Then the process given by (4) is H -persistent with respect to M_0 .

The first point of the above theorem can be interpreted as follows. If for some species i , one has $\lambda_i(\mu) > 0$ for all $\mu \in \mathcal{P}_{erg}(M_0^i)$, then the face \mathcal{E}_0^i is *repulsive* : if the process start in \mathcal{E}_+^i and close to the face \mathcal{E}_0^i , then the process is in some sense pushed away from \mathcal{E}_0^i . The second point states that the process is pushed away from every face, and thus concentrates on the interior M_+ of the domain.

3.3. Behavior near a common zero. The previous theorem gives some way to understand the behavior of the process near the boundary \mathcal{E}_0^i , which corresponds to the extinction of species i . It is also important to understand the process near the vertex e_i , which corresponds to the invasion of species i . Since the $\{e_i\}_{i < S+1}$ are common zero of the vector fields G_s , we can use the recent results of Benaïm and Strickler [2019] and Strickler [2018]. According to these papers, the behavior of the process $(U_t)_{t > 0}$ near e_i for some $1 \leq i \leq S + 1$ is controlled by the behavior of the linear process $V_t = (Y_t^i, s_t)$, where $(s_t)_{t \geq 0}$ is the Markov process with generator Q and Y^i evolves according to

$$\frac{dY_t^i}{dt} = A_{s_t}^i Y_t^i,$$

where A_s is the Jacobian matrix of G_s at e_i . Assume with no loss of generality that $i = 1$. Then $A_s^1 = DG_s(e_1)$ is given by

$$A_s^1 = \begin{pmatrix} \frac{-s^1}{1+s^1} & * \\ 0 & D_s \end{pmatrix},$$

where $*$ is a $1 \times (S-1)$ vector and D_s is a $(S-1) \times (S-1)$ diagonal matrix given by

$$D_s = \text{diag} \left(\frac{s^2 - s^1}{1 + s^1}, \dots, \frac{s^S - s^1}{1 + s^1} \right).$$

In the particular case $i = S+1$, (recall $e_{S+1} = 0$),

$$DG_s(e_{S+1}) = \text{diag}(s^1, \dots, s^S).$$

4. STUDY FOR TWO SPECIES IN A TWO-STATES ENVIRONMENT

We consider in this section $S = 1$, i.e there is only two species in the community. The vectors field has the form:

$$\begin{cases} \frac{dX_t^1}{dt} = X_t^1 \frac{s_t - s_t X_t^1}{1 + s_t X_t^1} \\ \frac{dX_t^2}{dt} = X_t^2 \frac{-s_t X_t^1}{1 + s_t X_t^1} \end{cases} \quad (5)$$

As before, since $X_t^1 + X_t^2 = 1$, we only study $(X_t^1)_{t>0}$, that we denote simply by $(X_t)_{t>0}$. Thus we are interested in the study of

$$\frac{dX_t}{dt} = s_t \frac{X_t(1 - X_t)}{1 + s_t X_t}. \quad (6)$$

Moreover, we assume that $K = 2$, the community evolves in two different environments. The selective parameters takes values in $E = \{(s_1, 0), (s_2, 0)\}$. It is possible to take more than two values for the fitness, and the following reasoning still hold. We restrict this study to the case of two values to simplify the notations. Assume moreover $q_1 := q_{1,2} > 0$ and $q_2 := q_{2,1} > 0$, and so $(s_t)_{t>0}$ has an unique invariant probability measure $\mu = p_1 \delta_{s_1} + p_2 \delta_{s_2}$, where $p_1 = \frac{q_2}{q_1 + q_2}$ and $p_2 = \frac{q_1}{q_1 + q_2}$. We set $M = [0, 1] \times E$ and $M_0 = \{0, 1\} \times E$. It is easily checked that $\mathcal{P}_{erg}(M_0) = \{\mu_1, \mu_2\} = \{\delta_0 \otimes \mu, \delta_1 \otimes \mu\}$. To avoid trivial switching, we assume that $s_1 \neq s_2$, and without loss of generality, we assume that $s_1 > s_2$. For $i \in \{1, 2\}$, we define $g_i : [0, 1] \rightarrow \mathbb{R}$ by

$$g_i(x) = s_i \frac{x(1-x)}{1 + s_i x}.$$

We set

$$\Lambda_0 = p_1 s_1 + p_2 s_2 \quad \text{and} \quad \Lambda_1 = - \left(p_1 \frac{s_1}{1 + s_1} + p_2 \frac{s_2}{1 + s_2} \right).$$

These quantities are the average growth rate of $(X_t)_{t>0}$ at 0 and 1, respectively. The following proposition gives the behavior of the process according to the signs of Λ_0 and Λ_1 .

Proposition 5. *We can describe four regimes :*

- (1) If $\Lambda_0 < 0$, then $\Lambda_1 > 0$, and, for all $x \in (0, 1)$ and $s \in E$,

$$\mathbb{P}_{x,s} \left(\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log(X_t) \leq \Lambda_0 \right) = 1.$$

In particular, species 1 goes extinct.

- (2) If $\Lambda_1 < 0$, then $\Lambda_0 > 0$, and, for all $x \in (0, 1)$ and $s \in E$,

$$\mathbb{P}_{x,s} \left(\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log(1 - X_t) \leq \Lambda_1 \right) = 1.$$

In particular, species 2 goes extinct.

- (3) If $\Lambda_0 > 0$ and $\Lambda_1 > 0$, there exists an unique invariant probability measure π such that $\pi(\{0\} \times E) = \pi(\{1\} \times E) = 0$. Moreover, π is absolutely continuous with respect to the Lebesgue measure on $[0, 1] \times E$ with explicitly computable density, and there exist $C, \theta, \gamma > 0$ such that, for all $(x, s) \in (0, 1) \times E$ and all $t \geq 0$,

$$\|\mathbb{P}_{x,s}(X_t \in \cdot) - \pi\|_{TV} \leq C((x)^{-\theta} + (1-x)^{-\theta})e^{-\gamma t}.$$

In particular, both species persist.

- (4) If $\Lambda_0 = 0$ or $\Lambda_1 = 0$, then the only invariant probability measures of the process $((X_t, s_t))_{t \geq 0}$ are μ_1 and μ_2 .

In particular, the process is not persistent.

Proof. We prove (1), the proof of (2) being the same as the one of (1) by switching species 1 and 2. Assume that $\Lambda_0 < 0$. In particular, $s_2 < 0$ and $p_1 s_1 < -p_2 s_2$, which implies that

$$-\Lambda_1 < -\left(\frac{1}{1+s_1} - \frac{1}{1+s_2} \right) p_2 s_2 < 0,$$

proving that $\Lambda_1 > 0$. Now since $\Lambda_0 > 0$, [Benaïm and Strickler, 2019, Th. 3.1], implies that there exist $c > 0$ and $\eta > 0$ such that for all $x \in (0, c)$ and $s \in E$

$$\mathbb{P}_{x,s}(\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log(X_t) \leq \frac{\Lambda_0}{2}) \geq \eta. \quad (7)$$

On the other hand, because $\Lambda_1 > 0$, there exists by Theorem 3.2 in Benaïm and Strickler [2019] $\varepsilon > 0$ such that for all $x \neq 0$,

$$\mathbb{P}_{x,s}(\tau < \infty) = 1, \quad (8)$$

where $\tau = \inf\{t \geq 0 : X_t \leq 1 - \varepsilon\}$. Finally, because 0 is a globally asymptotically stable equilibrium of f^0 on $[0, 1)$, one can show that there exists a constant $C > 0$ such that for all $x \in [0, 1 - \varepsilon]$,

$$\mathbb{P}_{x,s}(Z_t \in \mathcal{U} \times E) \geq C. \quad (9)$$

Like in [Benaïm and Lobry, 2016, Th. 3.1], Equations 7, 8 and 9 enable to conclude the proof of point 1.

We pass to the proof of point (3). Since Λ_0 and Λ_1 are positive, [Benaïm and Strickler, 2019, Th. 3.2] implies that for all $\varepsilon > 0$, there exists $1 > r > 0$ such that, for all $(x, s) \in (0, 1) \times E$, almost surely

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t \mathbb{1}_{r < X < 1-r} ds \geq 1 - \varepsilon.$$

This implies that the sequence $(\Pi_t)_{t>0}$ is almost surely tight in $(0, 1)$. Moreover, every limit point of (Π_t) is an invariant probability measure for $(X_t, s_t)_{t>0}$ (see [Benaïm, 2018, Th. 2.1]). Thus, the process admits an invariant probability measure π on $(0, 1) \times E$. Uniqueness, absolute continuity and convergence in total variation easily follow from Theorem 4.10 in Benaïm [2018] and Theorem 4.4 in Benaïm et al. [2015].

Point (4) is proven in the following lemma as in Hurth and Kuehn [2019]. \square

Remark 4. Note that this property still holds for any number of environments K , with $\Lambda_0 = \sum_{i \leq K} p_i s_i$ and $\Lambda_1 = - \sum_{i \leq K} p_i \frac{s_i}{1+s_i}$.

In the following lemma, we describe more precisely the case where the growth rates are positive by computing explicitly the density of the invariant probability measure concentrated on $(0, 1) \times E$.

Lemma 6. *Assume that $(U_t)_{t>0}$ admits an invariant probability measure Π on $(0, 1) \times E$. Then Π is absolutely continuous with respect to the Lebesgue measure on $(0, 1) \times E$. Moreover, denote by h_1 and h_2 the densities of $\Pi(\cdot, 0)$ and $\Pi(\cdot, 1)$, respectively. Then for all $x \in (0, 1)$,*

$$h_i(x) = \frac{H(x)}{|g_i(x)|},$$

where

$$H(x) = C(1-x)^{\beta\Lambda_1} x^{\alpha\Lambda_0},$$

with $\alpha = \frac{q_1+q_2}{|s_1s_2|}$ and $\beta = \alpha(1+s_1)(1+s_2)$ and C the positive constant such that $\int_0^1 (h_1 + h_2) = 1$. In particular, if $\Lambda_0 = 0$ or $\Lambda_1 = 0$, U cannot admit such an invariant probability measure.

Proof. Let us assume that $(U_t)_{t>0}$ admits an invariant probability measure Π on $(0, 1) \times E$. This implies that $s_1 > 0$ and $s_2 < 0$. Indeed, by Proposition 5, if $\Lambda_0 < 0$, X_t converges almost surely to 0, and in particular cannot admit an invariant probability measure on $(0, 1) \times E$. Thus we need $\Lambda_0 \geq 0$ and since we have assumed that $s_1 > s_2$, this implies $s_1 > 0$. For the same reason, Λ_1 must be non-negative, implying $s_2 < 0$. Thus, all the point in $[0, 1]$ are accessible, yielding that the support of Π has to be $[0, 1] \times E$ (see Proposition 3.17 in Benaïm et al. [2015]). Moreover, since for every $x \in (0, 1)$, $f^1(x) > 0$, the weak bracket condition hold and Π is unique and admits a density with respect to the Lebesgue measure (see Benaïm et al. [2015] or Bakhtin and Hurth [2012]). Moreover, this also implies by Theorem 1 in Bakhtin et al.

[2015] that the densities h_i are C^∞ on $(0, 1)$. Thus, h_1 and h_2 satisfy the Fokker-Planck equations (see e.g [Bakhtin et al., 2015, section 7.2], Benaïm and Lobry [2016], or Du et al. [2014]) :

$$\begin{cases} q_1 h_1 - q_2 h_2 &= -(g_1 h_1)' \\ q_1 h_1 - q_2 h_2 &= (g_2 h_2)' \end{cases} . \quad (10)$$

Now, one can check that the functions given above satisfy these equations. Moreover, since h_1 and h_2 are densities, they satisfy $\int_0^1 h_1 + h_2 = 1$; in particular they are integrable on $(0, 1)$. This is the case if and only if $\Lambda_0 > 0$ and $\Lambda_1 > 0$. Therefore, if you assume that $\Lambda_0 = 0$ or $\Lambda_1 = 0$, $(U_t)_{t>0}$ cannot admit an invariant probability measure on $(0, 1) \times E$, for otherwise it would have densities satisfying equations 10, hence densities that are not integrable on $(0, 1)$, a contradiction. \square

Example 1. Consider $p_1 = p_2$, i.e the jump rate are the same for both environments. So, let simplify conditions 3) of property 5 to obtain the following conditions of persistence:

$$\begin{cases} s_2 < \frac{-s_1}{1 + 2s_1} \\ s_2 > -s_1 \end{cases} .$$

Note that if s_1 is smaller than -0.5 the first condition is automatically verified.

Then take the particular case $s_1 = 1$. Then the previous condition to have persistence becomes $s_2 < \frac{-1}{3}$.

To illustrate, we plot the comportment of the process for two values of s_2 close to $\frac{-1}{3}$, -0.3 and -0.4 .

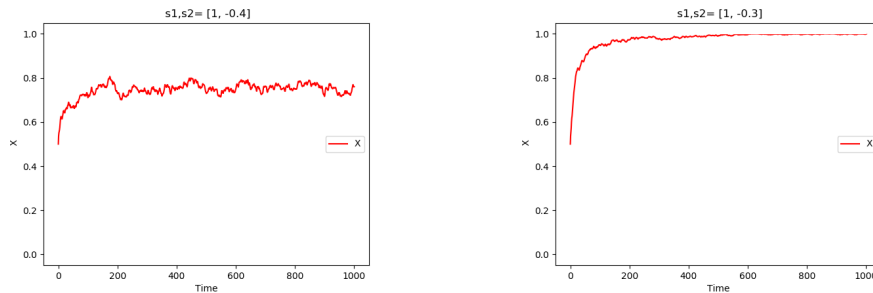


FIGURE 3. Plots of the average of $(X_t)_{t>0}$ for different fitnesses, obtained by Monte Carlo method with 500 trajectories.

Note that for $s_2 = -0.4$ the process seems to be persistent whereas for $s_2 = -0.3$ it seems to be absorbed quickly. So the numerical simulations are consistent with the condition giving by Proposition 5 .

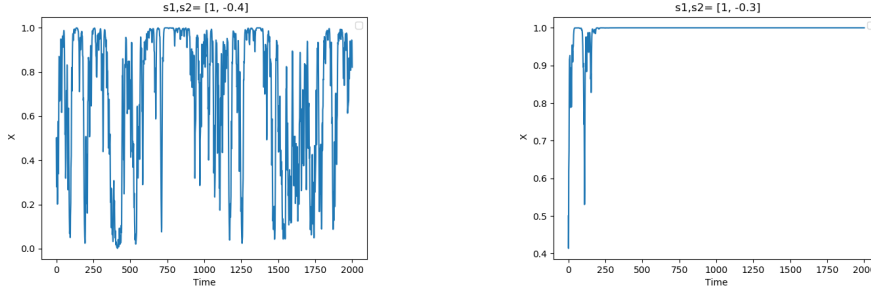


FIGURE 4. Trajectory of $(X_t)_{t>0}$ for two different fitness

Example 2. This second example illustrate the case 4) of Proposition 5. Assume as in the previous example $p_1 = p_2$ and take $s_1 = -s_2$, so $\Lambda_0 = 0$ and $\Lambda_1 = \frac{2s_1^2}{1-s_2^2} > 0$

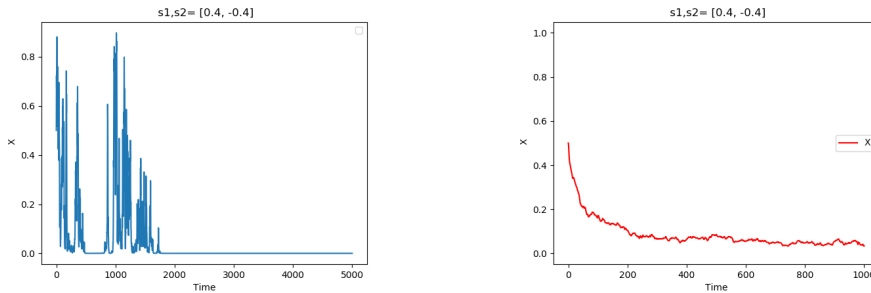


FIGURE 5. Trajectories of $(X_t)_{t>0}$ and the average of $(X_t)_{t>0}$ for different fitness, obtain by Monte Carlo method with 500 trajectories. Parameters are $s_1 = -s_2 = 0.4$, $q_{1,2} = q_{2,1} = 1/2$.

As stipulated in Proposition 5, the process is not persistent. Moreover, the fact that Λ_1 is positive prevents species 2 from extinction. The numerical simulations suggest that the first species disappears.

Example 3. In this example, we illustrate Lemma 6. Recall that if the parameters are such that the process is persistent, then the invariant distribution Π on M_+ have explicit densities, given by

$$h_i(x) = \frac{C}{|s_i|} (1-x)^{\beta\Lambda_1-1} x^{\alpha\Lambda_0-1} (1+s_i x),$$

where $\alpha = \frac{q_1+q_2}{|s_1 s_2|}$ and $\beta = \alpha(1+s_1)(1+s_2)$. In particular, it can exhibits several behaviour at the boundaries 0 and 1, according to the sign of $\beta\Lambda_1 - 1$ and $\alpha\Lambda_0 - 1$. Let us fix $s_2 = -0.2$, and jump rates $q_1 = q_2 = q$. In particular, $p_1 = p_2$ and the process is persistent if and only if $0.2 < s_1 < 1/3$. Fix $q = 1$.

Then, it is easily seen that $\beta\Lambda_1 - 1 > 0$ if and only if $s_1 < 1/4$; whereas $\alpha\Lambda_0 - 1 > 0$ if and only if $s_1 > 1/4$. In particular, if $s_1 \in (0.2, 1/4)$, then $\lim_{x \rightarrow 0} h_i(x) = +\infty$ and $\lim_{x \rightarrow 1} h_i(x) = 0$, whereas if $s_1 \in (1/4, 1/3)$, then we have the converse situation, i.e. $\lim_{x \rightarrow 0} h_i(x) = 0$ and $\lim_{x \rightarrow 1} h_i(x) = +\infty$. This is illustrated in Figure 6. Now fix $s_2 = -0.2$ and $s_1 = 0.27$. Then, once again it is easy to check that $\beta\Lambda_1 - 1 > 0$ if and only if $q > 0.259/5$; whereas $\alpha\Lambda_0 - 1 > 0$ if and only if $q > 10/7$. Thus, we have three regimes :

- (1) if $q < 0.259/5$, then $h_i(x)$ goes to infinity both at 0 and 1;
- (2) if $q \in (0.259/5, 10/7)$, then $h_i(x)$ vanishes at 0 and explodes at 1;
- (3) if $q > 10/7$, then $h_i(x)$ vanishes both at 0 and 1.

Plots of h_1 are presented in Figure 7 for situation (1) and (3), situation (2) is plot on the right of Figure 6. This example shows that even if the process is persistent, the stationary distribution Π certainly does not give mass to 0 and 1, but can be concentrated close to the extinction points. In the example with $s_1 = 0.27$, $s_2 = -0.2$ and $q < 0.259/5$, the intuition is the following. Since q is very small, the environment s takes a really long time before changing. During this time, the process is getting really close to the boundary (say 0 if we are following s_2), and spend a huge time here. When a switch occurs, the process goes away from 0 fast enough, and come close to 1 where it spends again a long time, and so on. In particular, it is much more likely that a switch occurs in the neighbourhood of 0 or 1, than in the middle. That is why, the process does not stay for a long time in the middle part, and concentrates near the boundaries.

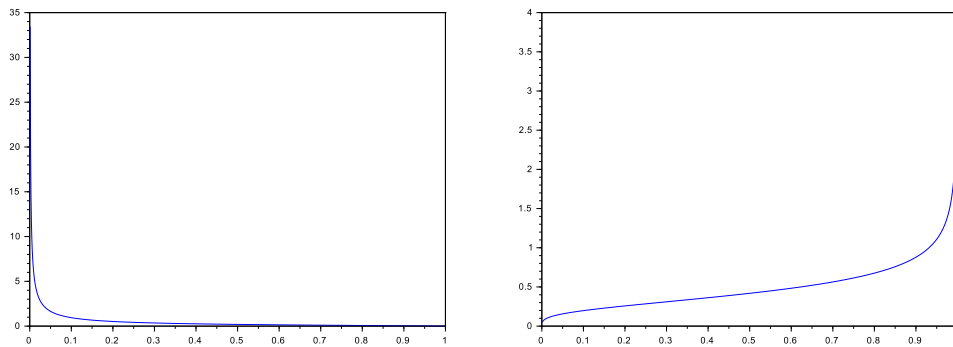


FIGURE 6. Plot of h_1 for $q = 1$ and $s_1 = 0.21$ (left) and $s_1 = 2.07$ (right)

These examples concludes the study for two species. We now generalise some properties to a larger number of species and any number of environments. The space M is no longer a line but a tetrahedron and the extinction

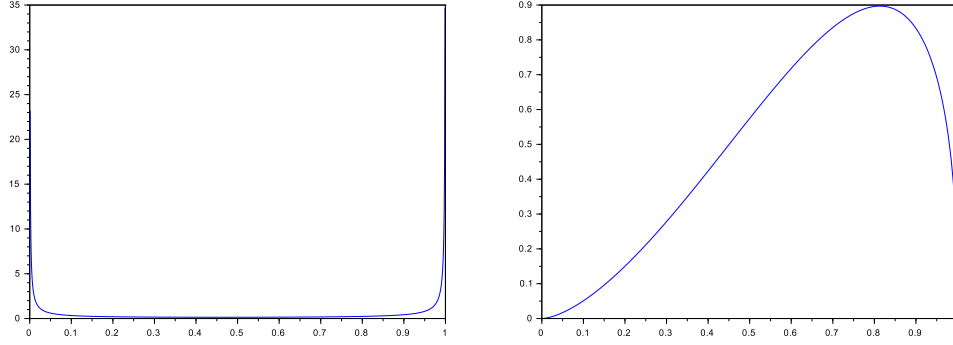


FIGURE 7. Plot of h_1 for $s_1 = 0.27$ and $q = 0.04$ (left) and $q = 2$ (right)

set M_0 correspond to the face of M . Of course some intuitive behavior, as the fact that if a species has always the best fitness, it invades the community, is still true. But many arguments used in previous part to prove these results are specific to dimension one and does not hold anymore.

5. GENERAL RESULTS

In this section we keep the notations of part 1.1. We assume that the Markov chain $(s_t)_{t \geq 0}$ is irreducible on E . Hence, it admits a unique invariant probability measure on E , denoted by $\mu = p_1 \delta_{s_1} + \dots + p_K \delta_{s_K}$.

We describe now some behavior of the process in some remarkable environments.

5.1. Sufficient conditions for a species to invade (or not) the community. In this section, we provide sufficient condition for a species to have a positive probability of invading the community. Furthermore, we prove that if one species have a positive probability to invade the community, then all the other ones cannot invade. For $i_0 \in \{1, \dots, S + 1\}$, we set

$$\Lambda_{i_0} = \max_{i \neq i_0} \sum_{j=1}^K p_j \frac{s_j^i - s_j^{i_0}}{1 + s_j^{i_0}}$$

Theorem 7. *Assume that for some $i_0 \in \{1, \dots, S + 1\}$, $\Lambda_{i_0} < 0$. Then, for all $\alpha \in (\Lambda, 0)$, there exist $\eta > 0$ and a neighbourhood \mathcal{U} of e_{i_0} such that, for all $x \in \mathcal{U}$ and all $\mathbf{s} \in E$,*

$$\mathbb{P}_{(x, \mathbf{s})} \left(\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log \|X_t - e_{i_0}\| \leq \alpha \right) \geq \eta.$$

Furthermore, for all $i \neq i_0$, we have $\Lambda_i > 0$, and there exist $b > 1$, $\varepsilon > 0$, θ and $c > 0$ such that, for all $x \in \mathcal{E} \setminus \mathcal{E}_0$, $s \in E$ and $i \neq i_0$,

$$\mathbb{E}_{(x,s)}(e^{b\tau_i^\varepsilon}) \leq c(1 + \|x - e_i\|^{-\theta}),$$

where

$$\tau_i^\varepsilon = \inf\{t \geq 0 : \|X_t - e_i\| \geq \varepsilon\}.$$

Proof. Without loss of generality, we assume that $i_0 = 1$, and we set $\Lambda = \Lambda_1$. We set $M_0^1 = \mathcal{E}_0^1 \times E$ and $M_1^+ = M \setminus M_0^1$.

First, we note that $e_1 = (1, 0, \dots, 0)$ is a common zero for all the G_s , $s \in E$, and that for all $i \geq 2$, \mathcal{E}_0^i is a common invariant face for the process. Moreover, the Jacobian matrix of G_s at e_1 is given by

$$A_s = \begin{pmatrix} \frac{-s^1}{1+s^1} & * \\ 0 & D_s \end{pmatrix},$$

where $*$ is a $1 \times (S-1)$ vector and D_s is a $(S-1) \times (S-1)$ diagonal matrix given by

$$D_s = \text{diag} \left(\frac{s^2 - s^1}{1 + s^1}, \dots, \frac{s^S - s^1}{1 + s^1} \right).$$

By assumption, $\Lambda < 0$, which implies by Theorem 2.7 in [Strickler \[2018\]](#) (or Proposition 2.5 in [Strickler \[2018\]](#) and Theorem 3.5 in [Benaïm and Strickler \[2019\]](#)) that for all $\alpha \in (\Lambda, 0)$, there exists $\eta > 0$ and a neighbourhood \mathcal{U} of e_1 such that, for all $x \in \mathcal{U}$ and all $\mathbf{s} \in E$,

$$\mathbb{P}_{(x,s)} \left(\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log \|X_t - e_1\| \leq \alpha \right) \geq \eta,$$

which concludes the proof of the first assertion.

We now prove the second assertion. Let $i \neq 1$. Since $\Lambda_1 < 0$, we have

$$\sum_{j=1}^K p_j \frac{s_j^i - s_j^1}{1 + s_j^1} < 0$$

As in Proposition 5, we can show that this last inequality implies that

$$\sum_{j=1}^K p_j \frac{s_j^1 - s_j^i}{1 + s_j^i} > 0$$

and thus that $\Lambda_i > 0$. Without loss of generality, we assume now that $i = S+1$. We set

$$\Lambda_{S+1}^- = \min_{k \leq S} \sum_{j=1}^K p_j s_j^k,$$

and we distinguish two cases. If $\Lambda_{S+1}^- > 0$, Proposition 2.5 in [Strickler \[2018\]](#) and Theorem 3.5 in [Benaïm and Strickler \[2019\]](#) conclude the proof.

If $\Lambda_{S+1}^- < 0$, we assume without loss of generality that there exists k_0 such that $\sum_{j=1}^K p_j s_j^k > 0$ for $k \leq k_0$ and $\sum_{j=1}^K p_j s_j^k < 0$ for $k > k_0$. We set

$$\mathcal{E}_0^{1, \dots, k_0} = \bigcap_{k=1}^{k_0} \mathcal{E}_0^k,$$

which is the set of extinction of the k_0 -th first species. This set is invariant for all the vector fields G_s . Moreover, the Jacobian matrix of G_s at $e_{S+1} = 0$ is given by

$$DG_s(e_i) = \text{diag}(s^1, \dots, s^S).$$

Now, by definition of k_0 , the assumptions of Theorem 2.8 in Strickler [2018], except for the accessibility of 0 from $\mathcal{E}_0^{1, \dots, k_0}$, are satisfied. However, since Strickler [2018][Theorem 2.8 (iii)] is a local result, and since we get a probability of convergence to 0 which is bounded below in a neighbourhood of 0 in $\mathcal{E}_0^{1, \dots, k_0}$, a localisation argument similar to the one given in Hening and Strickler [2019] enables us to conclude. \square

This theorem states that when $\Lambda_{i_0} < 0$, species i_0 has a positive probability to invade the community, while if $\Lambda_{i_0} > 0$, species i_0 cannot invade the community. Furthermore, it is only possible to have one species satisfying $\Lambda_{i_0} < 0$. Let us finish by an interesting related result that up to now we can only pose as a conjecture.

Conjecture 8. *If $\Lambda_{i_0} < 0$, then for all x with $x^{i_0} \neq 0$ and all $s \in E$,*

$$\mathbb{P}_{(x,s)} \left(\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log \|X_t - e_{i_0}\| \leq \Lambda_{i_0} \right) = 1.$$

5.2. The same species has always the best fitness.

In this section, we prove that if one of the species has always the best fitness, then this species take the upper hand on every over one. We have the following result, which generalizes Theorem 3:

Theorem 9. *Assume that for all $j \in \{1, \dots, K\}$ and $i \in \{2, \dots, S+1\}$, one has $s_j^1 > s_j^i$, and set*

$$\Lambda = \max_{2 \leq i \leq S+1} \sum_{j=1}^K p_j \frac{s_j^i - s_j^1}{1 + s_j^1} < 0.$$

Then, for all $x \in \mathcal{E}$ with $x^1 > 0$ and all $s \in E$, one has

$$\mathbb{P}_{x,s} \left(\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log \|X_t - e_1\| \leq \Lambda \right) = 1.$$

Proof. We use Theorem 3.8 in Benaïm and Strickler [2019]. By Theorem 7, we know that for all $\alpha \in (\Lambda, 0)$, there exists $\eta > 0$ and a neighbourhood \mathcal{U}

of e_{i_0} such that, for all $x \in \mathcal{U}$ and all $\mathbf{s} \in E$,

$$\mathbb{P}_{(x,\mathbf{s})} \left(\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log \|X_t - e_{i_0}\| \leq \alpha \right) \geq \eta.$$

Furthermore, since e_1 is an asymptotically stable equilibrium whose basin of attraction is \mathcal{E}_1^+ for each G_s , we deduce that the point e_1 is accessible from \mathcal{E}_1^+ for the PDMP. This means that each neighbourhood of e_1 can be reached with positive probability by the process (see [Benaïm et al. \[2015\]](#) for a precise definition). Since the set \mathcal{E}_1^+ is not compact, we have to study the behavior of the process near \mathcal{E}_0^1 to conclude that the process converges to e_1 with probability one from everywhere in \mathcal{E}_1^+ . For all $s \in E$, we have

$$F_s^1(x) = \frac{s^1 - \sum_{i=1}^S s^i x^i}{1 + \sum_{i=1}^S s^i x^i}$$

By assumption, for all $x \in \mathcal{E}_0^1$, one has $F_s^1(x) > 0$. This implies that for all $\mu \in \mathcal{P}_{erg}(\mathcal{E}_0^1)$, $\lambda_1(\mu) > 0$. In particular, the process is H - persistent with respect to \mathcal{E}_0^1 . Therefore, by [\[Benaïm, 2018, Proposition 8.2\]](#), there exists a Lyapunov function for the process near \mathcal{E}_0^1 and thus Hypothesis 3.7 in [Benaïm and Strickler \[2019\]](#) is satisfied for the set M_1^+ . This concludes the proof by Theorem 3.8 in [Benaïm and Strickler \[2019\]](#). \square

5.3. A species is always disadvantaged with respect to the other species in each environment.

With no loss of generality, we assume the species 1 is always disadvantaged with respect to the other species. More precisely for each environment, the species 1 has a negative fitness. We assume moreover that the last species is not extinct, i.e $1 - \sum_{k=1}^S x^k > 0$.

We now prove in this situation that the species 1 is going to 0. The strategy is to show that the vector field is always entering in $E_b = \{(x^1, \dots, x^S) \in E : x_1 < b(1 - \sum_{k=2}^S x^k)\}$, for all $b \in]0, 1[$. Hence, if the process enters in E_b , it cannot escape E_b . Then, we prove, for all $b \in]0, 1[$, the hitting time of E_b is finite.

Let us consider the hyperplane of the form $\Delta_b : \{(x^1, \dots, x^S) \in E : x_1 = b(1 - \sum_{k=2}^S x^k)\}$ for b in $]0, 1[$. This is the hyperplane passing through the points be_1, e_2, \dots, E , where e_i is the i^{th} vector of the natural base, and E_b is the area under Δ_b . The following proposition proves that for each environment, the vector field is entering in E_b .

Proposition 10. *Let \mathbf{s}_i be such that $s_i^1 < 0$ for $i \in 1, \dots, K$, then for all b in $]0, 1[$, E_b is a trap area for the process X_t .*

Proof. Consider a fixed environment and note s^k the fitness of the k^{th} species. Let us start by remarking that $v_b = (1, b, \dots, b)$ is an orthogonal vector of the hyperplane Δ_b , pointing outward E_b . Now, we look at the sign of projection of the vector field (dX^1, \dots, dX^S) at the point $\delta_b = (b(1 - \sum_{k=2}^S x^k), x^2, \dots, x^S)$ of Δ_b on v_b . If the result is strictly negative for all x and b in $]0, 1[$, along Δ_b , the vector field is entering in E_b .

$$\begin{aligned} & \langle (dX^1, \dots, dX^S)(\delta_b); v_b \rangle < 0 \\ \Leftrightarrow & b \left(1 - \sum_{k=2}^S x^k \right) \left(s^1 - \sum_{k=1}^S s^k x^k \right) + b \left(\sum_{k=2}^S x^k \left(s^k - \sum_{k=1}^S x^k s^k \right) \right) < 0 \\ \Leftrightarrow & b s^1 \left(1 - \sum_{k=2}^S x^k \right) < 0 \\ \Leftrightarrow & s^1 < 0 \end{aligned}$$

Therefore, the vector field is entering in E_b if and only if $s^1 < 0$. But we assumed $s_i^1 < 0$ for each i , so for all environments the vector field is entering in E_b . This concludes the proof. \square

Corollary 11. *Assume that $s_i^1 < 0$ for each i . Then the process $(X_t)_{t>0}$, starting at (x^1, \dots, x^{S+1}) such that $1 - \sum_{k=1}^S x^k > 0$, verifies $\lim_{t \rightarrow \infty} X_t^1 = 0$. In particular species 1 goes to extinction.*

Proof. Denote now by b_t the intersection between the hyperplane passing through the points X_t, e_2, \dots, E and the straight line directed by e_1 . By the previous propriety, for all t , E_{b_t} is a trap area. Moreover the species 1 has in each environment a strictly negative fitness, so by the previous calculation the vector field on Δ_{b_t} is strictly entering. Consequently, b_t is strictly decreasing and b_t converges to b_{lim} . Note that by definition and the previous proposition, for all $t \geq 0$, $X_t^1 \leq b_t$. Hence, if $b_{lim} = 0$, X_t^1 converges to 0.

If $b_{lim} \neq 0$, the process converges to $\Delta_{b_{lim}}$. Necessarily the process converges to an invariant area included in $\Delta_{b_{lim}}$. But according to the previous proposition, on each point of $\Delta_{b_{lim}}$ where $\left(1 - \sum_{k=1}^S x^k \right) \neq 0$, all the vector fields are strictly entering in $E_{b_{lim}}$. So this invariant area is also included in $\left(1 - \sum_{k=1}^S x^k \right) = 0$, which implies $X^1 = b_{lim} X^1$. Since $b_{lim} \neq 0$, we conclude that $X^1 = 0$. Thus, species one goes to extinction in all cases. \square

Remark 5. A immediate corollary of this property is, if a species has always the best fitness in each environment, then it invades the community. Note

that Theorem 9 above proves this fact independently and gives the rate of convergence.

Let us now give an example to illustrate this property .

Example 4. Consider the case of three species and two environments, we take the notation of part 6.1.

Assume the species Y has always a negative fitness, and the fitness are ordered like :

$$\begin{cases} s_1 > 0 > r_1 \\ 0 > r_2 > s_2 \end{cases}$$

In Figure 4 are plotted the phase portrait of the vectors fields for each environment.

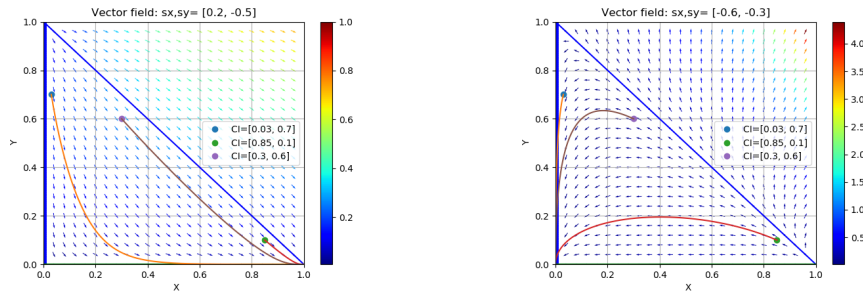


FIGURE 8. Vectors fields and trajectories for the previous configuration of fitness

In this situation Δ_b is a straight line in red on figure 9 and the v_b correspond to the direction of the green straight line.

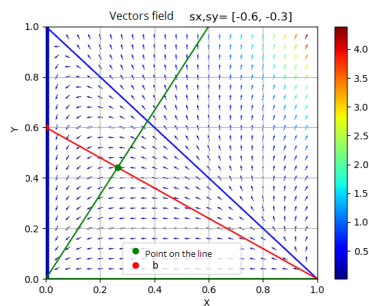


FIGURE 9. Illustration of Δ_b and v_b .

Figure 9 shows that the field is entering in E_b , and this true for each b . The conclusion follows, the Y species goes to extinction. The following figure illustrate a trajectory where the species Y has always a negative fitness.

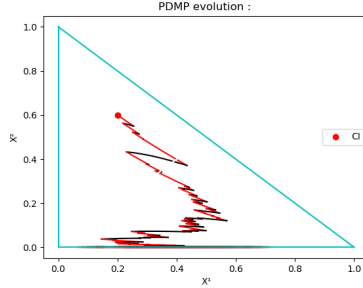


FIGURE 10. A PDMP trajectory where the 2^{nd} species goes to extinction. The values of environments are $s_1 = [0.4, -0.1]$ and $s_2 = [-0.3, -0.2]$.

We now look at the case of three species and two jumps rates. Previous theorems find their application in this particular case. The two dimensional study made in Section 4 is also necessary to understand the long time behavior of the process. The space of extinction M_0 corresponds here to the side of the triangle defined by the apex $(0, 0)$, $(1, 0)$, $(0, 1)$. Thus understanding the long time behavior requires knowledge of the invariant measures of the process on M_0 . In particular the behaviors of the process on each side of the triangle, which corresponds to studying the process with only two species.

6. THE CASE OF 3 SPECIES

6.1. Introduction. For sake of simplicity, when there are only three species, we use the notations X , Y and Z , instead of X^1 , X^2 , X^3 . We also denote by s_k and r_k the fitness in environment $k \in \{1, \dots, K\}$ of species X and Y , respectively (remember that we have set the fitness of the third species to be 0). Since we have for all $t \geq 0$, $X_t + Y_t + Z_t = 1$, we are interested in the following equations :

$$\begin{cases} \frac{dX_t}{dt} = X_t \frac{s_t - s_t X_t - r_t Y_t}{1 + s_t X_t + r_t Y_t} \\ \frac{dY_t}{dt} = Y_t \frac{r_t - s_t X_t - r_t Y_t}{1 + s_t X_t + r_t Y_t} \end{cases} \quad (11)$$

The community still evolves in two different environments. The fitness takes values in $E = \{\mathbf{s}_1 = (s_1, r_1, 0), \dots, \mathbf{s}_K = (s_K, r_K, 0)\}$. To avoid trivial switching, we assume that $\mathbf{s}_i \neq \mathbf{s}_j$ if $i \neq j$. Assume yet that $(\mathbf{s}_t)_{t>0}$ has a unique invariant probability measure $\mu = \sum_{i=1}^K p_i \delta_{\mathbf{s}_i}$. The set of ergodic measures of the process on M_0 , $\mathcal{P}_{erg}(M_0)$, depends on the values of the environment. This set always contains $\mu_3 = \delta_{(0,0)} \otimes \mu$, $\mu_2 = \delta_{(0,1)} \otimes \mu$ and $\mu_1 = \delta_{(1,0)} \otimes \mu$, the Dirac masses on each vertex. But on each side, it may

have one other ergodic measure. It corresponds to persistence of the two remaining species on this side. Let's give more details about it:

Proposition 12. *Let define*

$$\begin{aligned}\Lambda_0^1 &= \sum_{i=1}^K p_i r_i, & \Lambda_1^1 &= \sum_{i=1}^K -p_i \frac{r_i}{1+r_i} \\ \Lambda_0^2 &= \sum_{i=1}^K p_i s_i, & \Lambda_1^2 &= \sum_{i=1}^K -p_i \frac{s_i}{1+s_i} \\ \Lambda_0^3 &= \sum_{i=1}^K p_i \frac{r_i - s_i}{1+s_i}, & \Lambda_1^3 &= \sum_{i=1}^K p_i \frac{s_i - r_i}{1+r_i}\end{aligned}$$

Then the process admits an (unique) ergodic measure, ν_i on $\text{int}(\mathcal{E}_0^i) \times E$ if and only if $\Lambda_0^i > 0$ and $\Lambda_1^i > 0$.

Proof. This property is a corollary of Proposition 5. □

When Λ_0^i and Λ_1^i are positive, we denote by ν_i the unique ergodic measure on $\text{int}(\mathcal{E}_0^i) \times E$.

Remark 6. The signs of Λ_0^i and Λ_1^i determines the behavior of the process on side i in a neighbourhood of the extinction and the invasion, respectively, for the i^{th} species.

6.2. Study for two environmental states.

Now we assume $K = 2$, then $\mu = p_1 \delta_{s_1} + p_2 \delta_{s_2}$ with $p_1 = \frac{q_2}{q_1+q_2}$ and $p_2 = \frac{q_1}{q_1+q_2}$

We now describe the different possible regimes according to the values of the parameters.

- If a species, for example Y , is always disadvantaged with respect to the same other species in each environment, by Corollary 11, this species goes to extinction.

Reorganising the order of species if necessary, it corresponds to $\left\{ \begin{array}{l} s_1 > 0 > r_1 \\ 0 > r_2 > s_2 \end{array} \right\}$ or $\left\{ \begin{array}{l} s_1 > 0 > r_1 \\ 0 > s_2 > r_2 \end{array} \right\}$ or $\left\{ \begin{array}{l} s_1 > 0 > r_1 \\ s_2 > 0 > r_2 \end{array} \right\}$ or $\left\{ \begin{array}{l} s_1 > 0 > r_1 \\ s_2 > r_2 > 0 \end{array} \right\}$

Then, there are several possibilities for the two remaining species, depending on the behavior of the process on the axis $\{y = 0\}$. If we are in the situation 1 or 2 of the Proposition 5, then a species will invade the community. However, if we are in the situation 3 of Proposition 5, there is persistence of both other species (see Figure 6.2).

- Else, reorganising if necessary the order of species, we are in the following situation :

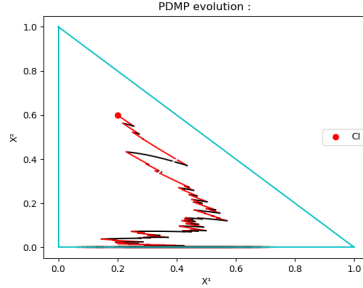


FIGURE 11. A PDMP trajectory where species Y goes to extinction and both other species persist. The values of environments are $s_1 = [0.4, -0.1]$ and $s_2 = [-0.3, -0.2]$.

$$\begin{cases} s_1 > 0 > r_1 \\ r_2 > 0 > s_2 \end{cases} \quad (12)$$

We see in the following that several behaviors are possible. According to the values of the fitness, each species, even the neutral, can invade the community (see Theorem 14). However, it is not possible to have persistence of all the species.

Before describing the possibilities for the case (12), we compute the invasion rates for each species.

6.2.1. *Computation of the invasion rates.* Referring to Theorem 4, it is important to describe the set of the ergodic measures on M_0 and to compute, for each species, the associated invasion rate. We know that there are at least three ergodic probability measures on M_0 , namely μ_1 , μ_2 and μ_3 . According to Proposition 12, there are at most three other ergodic probability measures on M_0 , denoted by ν_1 , ν_2 and ν_3 . We now compute the invasion rates of species i with respect to each of these ergodic measures. We detail the computations for species 1, they are similar for the other species.

Lemma 13. *We have*

$$\lambda_1(\mu_3) = \sum_{i=1}^K p_i s_i = \Lambda_0^2, \quad \lambda_1(\mu_2) = \sum_{i=1}^K p_i \frac{s_i - r_i}{1 + r_i} = \Lambda_1^3, \quad \lambda_1(\mu_1) = 0.$$

Moreover, when ν_1, ν_2 and ν_3 exist, we have

$$\lambda_1(\nu_3) = \lambda_1(\nu_2) = 0$$

and

$$\lambda_1(\nu_1) = \left(\frac{s_2}{|r_2|} + \frac{s_1}{|r_1|} \right) C_1,$$

where C_1 is an explicitly computable positive constant.

| | μ_1 | μ_2 | μ_3 | ν_1 | ν_2 | ν_3 |
|---|---------------|---------------|---------------|--|--|---|
| 1 | 0 | Λ_1^3 | Λ_0^2 | $C_1(\frac{s_1}{ r_1 } + \frac{s_2}{ r_2 })$ | 0 | 0 |
| 2 | Λ_0^3 | 0 | Λ_0^1 | 0 | $C_2(\frac{r_1}{ s_1 } + \frac{r_2}{ s_2 })$ | 0 |
| 3 | Λ_1^2 | Λ_1^1 | 0 | 0 | 0 | $C_3(-\frac{r_1}{ s_1-r_1 } - \frac{r_2}{ s_2-r_2 })$ |

TABLE 1. Invasion rates

Proof. Recall that for all $\mu \in \text{Perg}(M_0)$, $\lambda_1(\mu) = \sum_{i=1}^K \int_{M_0} F^i(x, y) d\mu^i(x, y)$, with

$$F^i(x, y) = \frac{s_i - (s_i x + r_i y)}{1 + s_i x + r_i y}.$$

In particular, the formulae for $\lambda_1(\mu_3)$ and $\lambda_1(\mu_2)$ are immediate from the definitions of μ_2 and μ_3 . The fact that $\lambda_1(\mu_1) = \lambda_2(\nu_2) = \lambda_3(\nu_3) = 0$ is straightforward from [Benaïm, 2018, Theorem 5.1 (i)]. It remains to compute $\lambda_1(\nu_1)$. First, we note that by Proposition 12, ν_1 only exists if $p_2 r_2 + p_1 r_1 > 0$ and $p_2 \frac{r_2}{1+r_2} + p_1 \frac{r_1}{1+r_1} < 0$. In particular, it can only exist if r_2 and r_1 are of opposite signs. Next, we know by Lemma 6 that in this case, ν_1 admits a density with respect to the Lebesgue measure on M_0^1 , which is given by

$$g_i(y) = \frac{G(y)(1 + r_i y)}{y(1 - y)|r_i|}.$$

for some function G similar to the function H given in Lemma 6. Thus,

$$\begin{aligned} \lambda_1(\nu_1) &= \int_0^1 F^1(0, y)g_1(y) + F^2(0, y)g_2(y)dy \\ &= \int_0^1 \left(\frac{s_2 - r_2 y}{|r_2|} + \frac{s_1 - r_1 y}{|r_1|} \right) \frac{G(y)}{y(1 - y)} dy \end{aligned}$$

Now, since r_0 and r_1 have opposite signs, we have for all $y \in (0, 1)$

$$\frac{s_2 - r_2 y}{|r_2|} + \frac{s_1 - r_1 y}{|r_1|} = \frac{s_2}{|r_2|} + \frac{s_1}{|r_1|},$$

which implies that

$$\lambda_1(\nu_1) = \left(\frac{s_2}{|r_2|} + \frac{s_1}{|r_1|} \right) \int_0^1 \frac{G(y)}{y(1 - y)} dy.$$

and concludes the proof. \square

The invasion rates for species 1, as well as for species 2 and 3 are summed up in Table 1. As for C_1 , C_2 and C_3 are positive constant that may be computed. However, since it is sufficient to know the signs of the invasion rates, it does not really matter to have the exact expression of the C_i .

6.3. Environment favours and disadvantages alternately two species, the other one stay neutral over time. With no loss of generality, we assume the environment promotes and disadvantages alternately the first and the second species. So without regard to order, only one configuration is possible:

$$s_1 > 0 > r_1, \quad r_2 > 0 > s_2. \quad (13)$$

In this configuration, many different situations are possible for the long time behavior. In the following we highlight some of them. Mainly, we discuss about the situation where the neutral species (the third in the last configuration) invade the community. Then we prove that persistence of the three species is not possible with only two environments.

6.3.1. The neutral species invades the community. In this section, we use results of Section 5.1 to provide sufficient conditions for the invasion of the neutral species. We also give an example of parameters satisfying these conditions.

Theorem 14. *Assume that $\Lambda_0^1 < 0$ and $\Lambda_0^2 < 0$. Set*

$$\Lambda = \max(\Lambda_0^1, \Lambda_0^2) < 0$$

Then, for all $(x, y) \in \mathcal{E} \setminus \mathcal{E}_0^3$, and all $\mathbf{s} \in E$,

$$\mathbb{P}_{(x,y,\mathbf{s})} \left(\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log \|(X_t, Y_t)\| \leq \Lambda \right) = 1.$$

Proof. With the notations of Theorem 7, $\Lambda = \Lambda_3$, and thus, by this theorem, for all $\alpha \in (\Lambda, 0)$, there exists $\eta > 0$ and a neighbourhood \mathcal{U} of 0 such that, for all $(x, y) \in \mathcal{U}$ and all $\mathbf{s} \in E$,

$$\mathbb{P}_{(x,y,\mathbf{s})} \left(\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log \|(X_t, Y_t)\| \leq \alpha \right) \geq \eta.$$

Now, we prove that the point 0 is accessible from \mathcal{E}_+^3 . By Lemma 26, 0 is accessible if and only if it is accessible for the vector fields given by $g_s(x, y) = (x(s^1 - (s^1x + r^1y)), y(r^1 - (x^1x + r^1y)))$. Consider the convex combination $g_p = p_1g_{s_1} + p_2g_{s_2}$. Then $g_p = g_{\mathbf{s}_p}$, where $\mathbf{s}_p = p_1\mathbf{s}_1 + p_2\mathbf{s}_2$. Now, since Λ_0^1 and Λ_0^2 are negative, $\mathbf{s}_p = (s_p, r_p, 0)$. Hence, by Theorem 3 and Lemma 26, the flow generated by g_p converges to 0 for all initial condition in \mathcal{E}_+^3 . In particular, 0 is accessible from \mathcal{E}_+^3 with the vector fields g_s , hence it is accessible for $((X_t, Y_t))_{t>0}$.

Finally, as for the proof of Theorem 9, we have to show that the face \mathcal{E}_0^3 is repulsive. We use Theorem 4. We know that $\mathcal{P}_{erg}(\mathcal{E}_0^3)$ contain μ_1, μ_2 and possibly ν_3 . Furthermore, by Lemma 13, Proposition 5 and the assumption that $\Lambda_0^1 < 0$ and $\Lambda_0^2 < 0$, we have that

$$\lambda_3(\mu_1) = \Lambda_1^2 > 0 \quad \text{and} \quad \lambda_3(\mu_2) = \Lambda_1^1 > 0.$$

Moreover, since we are in the situation

$$\begin{cases} s_1 > 0 > r_1 \\ r_2 > 0 > s_2 \end{cases},$$

the assumption $\Lambda_0^1 = r_1 + r_2 < 0$ and $\Lambda_0^2 = s_1 + s_2 < 0$ is equivalent to $-r_1 > r_2 > 0$ and $-s_2 > s_1 > 0$, which implies $r_1 s_2 > r_2 s_1$. Hence, by Proposition 19 below, $\lambda_3(\nu_3) > 0$ which concludes the proof. \square

Example 5. Take $s_1 = 1/3$, $r_1 = -1/3$, $s_2 = -3/8$ and $r_2 = 1/4$. Choose $q_1 = q_2$ so that $p_1 = p_2 = \frac{1}{2}$. Then

$$\Lambda_0^1 = -\frac{1}{24}; \quad \Lambda_0^2 = -\frac{1}{48}; \quad \Lambda_0^3 = -\frac{1}{5},$$

thus conclusion of Theorem 14 holds. Illustrations are given in Figure 14.

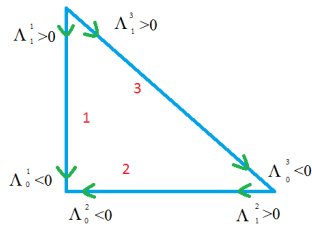


FIGURE 12. behavior of the process on a neighbourhood of each vertex.

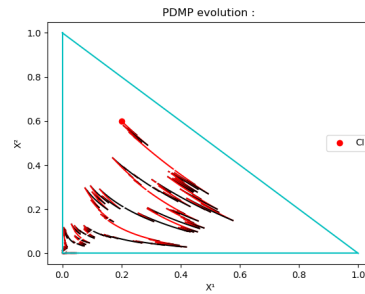


FIGURE 13. Neutral species invade the community. Environment values $[0.5, -0.7]$ and $[-0.8, 0.2]$.

An immediate corollary of Theorem 7 is the following, which gives a sufficient condition for non invasion of species 3.

Corollary 15. Assume that $\Lambda_0^1 > 0$ or $\Lambda_0^2 > 0$. For $\varepsilon > 0$, define

$$\tau^\varepsilon = \inf\{t \geq 0 \mid \|(X_t, Y_t)\| \geq \varepsilon\}.$$

Then, there exist $\varepsilon > 0$, $b > 1$, $\theta > 0$ and $c > 0$ such that, for all $(x, y) \in \mathcal{E} \setminus \mathcal{E}_0$, and all $\mathbf{s} \in E$,

$$\mathbb{E}_{(x,y,\mathbf{s})}(e^{\tau^\varepsilon}) \leq c(1 + \|(x, y)\|^{-\theta}).$$

In particular, species 3 cannot exclude the two other species.

6.3.2. *Persistence is impossible for three species and two environments.* We show in this section that persistence is not possible with only two environments. The following section will give an example of persistence for 3 environments.

The following lemma, which is a consequence of results in [Benaïm \[2018\]](#), [Benaïm and Lobry \[2016\]](#) and [Benaïm and Strickler \[2019\]](#), ensures us that if an edge has an attractive index, then the process converges to this face, thus preventing persistence of the process.

Lemma 16. *Assume that for some species i , ν_i exists and that $\lambda_i(\nu_i) < 0$. Then, for all $(x, y, s) \in M \setminus M_0^i$,*

$$\mathbb{P}_{((x,y),s)} \left(\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log(X_t^i) \leq \lambda_i(\nu_i) \right) = 1.$$

In particular, species i goes to extinction and persistence is not possible in that case.

The strategy to prove the lack of persistence is the following. First, we know by [Theorem 7](#) that when one vertex is attractive (i.e satisfies $\Lambda_i < 0$), the corresponding species has a positive probability to invade the community, hence preventing the persistence of the process. Thus, we will assume that all the vertex are repulsive. Then, we show that under this assumption, there is always, in the configuration [\(12\)](#), at least one non-trivial ergodic measure (supported by an edge). Finally, we prove that among all the ergodic measure ν_1, ν_2, ν_3 , there is a species with a negative invasion rate with respect to this measure, which shows that this species has a positive probability to disappear and thus that persistence is not possible.

Proposition 17. *Assume that all the vertex of the triangle are repulsive, i.e for each $i \in \{1, 2, 3\}$, $\Lambda_i > 0$. Then necessarily there exists an invariant measure on a side of a triangle.*

Proof. We prove this result by contradiction. Refers to [proposition 5](#), if on the edge i , Λ_0^i and Λ_1^i are positive, there exists an invariant measure on this edge. Thus the only configuration possible to obtain no invariant measure on the edges, when the vertex are repulsive is the one given in [Figure 14](#) (or the symmetrical case). On the one hand, one has, with the configuration of [figure 14](#), the following inequalities :

$$\begin{cases} \Lambda_1^1 = -p_1 \frac{r_1}{1+r_1} - p_2 \frac{r_2}{1+r_2} < 0 \\ \Lambda_1^3 = p_1 \frac{s_1 - r_1}{1+r_1} + p_2 \frac{s_2 - r_2}{1+r_2} > 0 \end{cases} \iff \begin{cases} -p_1 \frac{r_1}{1+r_1} < p_2 \frac{r_2}{1+r_2} \\ p_1 \frac{s_1}{1+r_1} > -p_2 \frac{s_2}{1+r_2} \end{cases}$$

and thus

$$r_1 s_2 < r_2 s_1.$$

But on the other hand, we have:

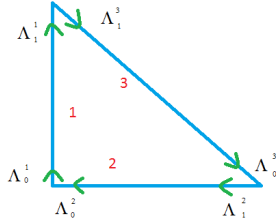


FIGURE 14. Impossible situation.

$$\begin{cases} \Lambda_1^2 = -p_1 \frac{s_1}{1+s_1} - p_2 \frac{s_2}{1+s_2} > 0 \\ \Lambda_0^3 = p_1 \frac{r_1 - s_1}{1+s_1} + p_2 \frac{r_2 - s_2}{1+s_2} < 0 \end{cases} \iff \begin{cases} -p_1 \frac{r_1}{1+s_1} > p_2 \frac{r_2}{1+s_2} \\ p_1 \frac{s_1}{1+s_1} < -p_2 \frac{s_2}{1+s_2} \end{cases}$$

which imply

$$r_1 s_2 > r_2 s_1,$$

a contradiction. □

The previous proposition states that there exists at least one ergodic measure on a edge of the triangle. The following proposition deals with the case where there is only one such measure :

Proposition 18. *Assume it exists exactly one invariant measure on a edge of a triangle, then a species has an negative invasion rate with respect to this measure. And this species goes to extinction.*

Proof. Two case have to be considered :

- (1) The invariant measure is on the face 3.
- (2) The invariant measure is on the face 1 (or symmetrically on the face 2).

Let us consider first the case 1, we are in the situation of the figure 15 (or in a symmetrical case):

So the following inequalities hold :

$$\begin{cases} \Lambda_1^1 = -p_1 \frac{r_1}{1+r_1} - p_2 \frac{r_2}{1+r_2} < 0 \\ \Lambda_1^3 = p_1 \frac{s_1 - r_1}{1+r_1} + p_2 \frac{s_2 - r_2}{1+r_2} > 0 \end{cases} \iff \begin{cases} -p_1 \frac{r_1}{1+r_1} < p_2 \frac{r_2}{1+r_2} \\ p_1 \frac{s_1}{1+r_1} > -p_2 \frac{s_2}{1+r_2} \end{cases}$$

we obtain $r_1 s_2 < r_2 s_1$, and so $\lambda_3(\nu_3) < 0$.
By lemma 16, species 3 goes to extinction.

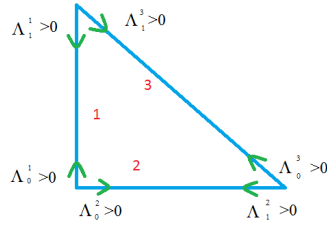


FIGURE 15. Ergodic measure on each edge.

For the case 2, the same reasoning is still valid. Species 1 goes to extinction. □

The following property clarifies the conditions to obtain negative invasion rates. Moreover it states, it's impossible to obtain three positive invasion rates $\lambda_i(\nu_i)$ for $i \in \{1, 2, 3\}$:

Proposition 19. *The following equivalences hold:*

$$\lambda_1(\nu_1) < 0 \Leftrightarrow \lambda_2(\nu_2) < 0 \Leftrightarrow \lambda_3(\nu_3) > 0 \Leftrightarrow s_1 r_2 < s_2 r_1$$

Proof. Remember, we are in situation 6.2, it may possible to simplify the following inequalities :

$$\begin{aligned} \lambda_1(\nu_1) < 0 &\Leftrightarrow \frac{s_1}{|r_1|} + \frac{s_2}{|r_2|} < 0 \Leftrightarrow r_1 s_2 > s_1 r_2 \\ \lambda_2(\nu_2) < 0 &\Leftrightarrow \frac{r_1}{|s_1|} + \frac{r_2}{|s_2|} > 0 \Leftrightarrow r_1 s_2 > s_1 r_2 \\ \lambda_3(\nu_3) > 0 &\Leftrightarrow -\frac{r_1}{|s_1 - r_1|} - \frac{r_2}{|s_2 - r_2|} > 0 \Leftrightarrow r_1 s_2 > s_1 r_2 \end{aligned}$$

And we find the result. □

The previous property states it impossible have persistence if we have two invariant measures on the faces 1 and 3 or 2 and 3. Because necessarily one of the invasion rates compared to one of these two measure is negative

Proposition 20. *If there exist two invariant measures on face 1 and 2, necessarily it exists one on face 3 and $\lambda_3(\nu_3) < 0$.*

Proof. Assume it exists an invariant measure on edge 1 and 2. Let's prove Λ_0^3 and Λ_1^3 are strictly positive. We are in the situation of figure 16

Then we have

$$\begin{cases} \Lambda_1^2 = -p_1 \frac{s_1}{1+s_1} - p_2 \frac{s_2}{1+s_2} > 0 \\ \Lambda_1^0 = r_1 + p_1 + r_2 p_2 > 0 \end{cases}$$

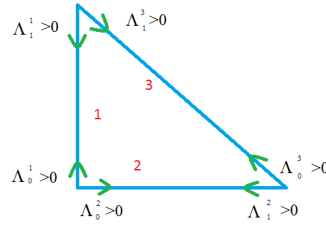


FIGURE 16. behavior of the process on a neighbourhood of each vertex.

and

$$\begin{aligned} \Lambda_0^3 &= p_1 \frac{r_1 - s_1}{1 + s_1} + p_2 \frac{r_2 - s_2}{1 + s_2} \\ &= -p_1 \frac{s_1}{1 + s_1} - p_2 \frac{s_2}{1 + s_2} + \frac{p_1 r_1 + p_2 r_2 + p_1 r_1 s_2 + p_2 s_1 r_1}{(1 + s_1)(1 + s_2)} \\ &= \Lambda_1^2 + \frac{\Lambda_0^1 + p_1 r_1 s_2 + p_2 s_1 r_1}{(1 + s_1)(1 + s_2)} \end{aligned}$$

Note that $p_1 r_1 s_2$ and $p_2 s_1 r_1$ are positive because r_1, s_2 are both negative and s_1, r_2 are both positive. So Λ_0^3 is positive.

A similar reasoning gives the same condition for Λ_1^3 .

Let us conclude the proof by noting that

$$\begin{cases} \Lambda_0^2 = p_1 s_1 + p_2 s_2 > 0 \\ \Lambda_1^0 = r_1 + p_1 + r_2 p_2 > 0 \end{cases} \iff s_1 r_2 > s_2 r_1 \iff \lambda_3(\nu_3) < 0$$

And species 3 goes to extinction. □

Corollary 21. *If there are exactly two or three invariant measures, at least, an invasion rate $\lambda_i(\nu_i)$, is negative.*

Proof. The proof is direct with property 19 □

It is impossible to obtain persistence with only two environments and three species. In the next section we give an example of persistence with three species and three environments.

6.4. Persistence for 3 species and 3 environments. In this part we give two examples of a system with 3 species and 3 environments which is persistent. In the first example, each species has, in one environment, the best fitness. In the second, the last species has never the best fitness.

With obvious notations, we set

$$\begin{aligned}\Lambda_0^1 &= p_1 r_1 + p_2 r_2 + p_3 r_3, & \Lambda_1^1 &= -p_1 \frac{r_1}{1+r_1} - p_2 \frac{r_2}{1+r_2} - p_3 \frac{r_3}{1+r_3} \\ \Lambda_0^2 &= p_1 s_1 + p_2 s_2 + p_3 s_3, & \Lambda_1^2 &= -p_1 \frac{s_1}{1+s_1} - p_2 \frac{s_2}{1+s_2} - p_3 \frac{s_3}{1+s_3} \\ \Lambda_0^3 &= p_1 \frac{r_1 - s_1}{1+s_1} + p_2 \frac{r_2 - s_2}{1+s_2} + p_3 \frac{r_3 - s_3}{1+s_3}, \\ \Lambda_1^3 &= p_1 \frac{s_1 - r_1}{1+r_1} + p_2 \frac{s_2 - r_2}{1+r_2} + p_3 \frac{s_3 - r_3}{1+r_3}.\end{aligned}$$

To prove persistence, with theorem 4, we need to calculate the invasion rates $\lambda_i(\nu_i)$ for possible ergodic measures ν_i (remember if $k \neq i$, $\lambda_k(\nu_i) = 0$). Thus, we need to obtain an explicit formula for the ν_i density. We could follow the same reasoning as in lemma 6. If $(U_t)_{t>0}$ admits an invariant measure on $(0, 1) \times E$, Π , it is absolutely continuous with respect to the Lebesgue measure and admits a density. We still define h_i the density of $\Pi(\cdot, i)$ for $i \in \{1, 2, 3\}$. The h_i are in \mathcal{C}^∞ and verify the Fokker-Planck equation :

$$\begin{cases} -h_1(q_{1,2} + q_{1,3}) + q_{2,1}h_2 + q_{3,1}h_3 &= -(g_1 h_1)' \\ -h_2(q_{2,1} + q_{2,3}) + q_{1,2}h_1 + q_{3,2}h_3 &= (g_2 h_2)' \\ -h_3(q_{3,2} + q_{3,1}) + q_{1,3}h_1 + q_{2,3}h_2 &= (g_3 h_2)' \end{cases} \quad (14)$$

Unfortunately, the explicit computation of (h_i) now becomes tedious, and thus we have no explicit expression for the invasion rates $\lambda_i(\nu_i)$. In the following example, we compute numerically the invasions rates $\lambda_i(\nu_i)$ and show that we are in the situation of Theorem 4.

Example 6. In this example, we assume $q_{i,j} = q_{k,l}, \forall i, j, k, l \in \{1, 2, 3\}$, and $\mathbf{s}_1 = \{1, \frac{1}{2}\}$, $\mathbf{s}_2 = \{\frac{-1}{4}, \frac{-1}{2}\}$, $\mathbf{s}_3 = \{\frac{-1}{3}, \frac{1}{3}\}$.

And it follows

$$\Lambda_0^1 = \frac{1}{6}, \quad \Lambda_1^1 = \frac{5}{36}, \quad \Lambda_0^2 = \frac{5}{36}, \quad \Lambda_1^2 = \frac{1}{6}, \quad \Lambda_0^3 = \frac{5}{36}, \quad \Lambda_1^3 = \frac{1}{6}.$$

Then there are exactly 3 ergodic measures $\nu_i, i \in \{1, 2, 3\}$, so we are in the same situation than picture 16.

For each of them, we approximate the invasion rate, i.e the quantity $\lambda_i(\nu_i) = \int_{\mathcal{E}_0^i \times E} F_s^i(x) d\nu_i(x)$. A way of doing it, since the measure is ergodic, is to use the ergodic theorem. So if $(X_t, s_t)_{t>0}$ is the PDMP define by equation 2 and starting in $\text{int}(\mathcal{E}_0^i) \times E$, $\frac{1}{T} \int_0^T F_{s_t}^i(X_t) dt \xrightarrow{T \rightarrow +\infty} \lambda_i(\nu_i)$.

Note the initial point (X_0, s_0) has no influence on the previous result. In the following we chose arbitrary initial conditions, others would have led to the same results.

We proceed as follows:

- Simulate a large number of PDMP trajectories (1000), on $[0, T]$ for T big enough and starting in $\text{int}(\mathcal{E}_0^i) \times E$.
- For each simulation calculate $\frac{1}{T} \int_0^T F_{s_t}^i(X_t) dt$.
- Take the average on the trajectories to improve our result.

Results :

In each simulation we take $T = 80$ and the number of trajectories simulated is 1000.

- (1) For $X_0 = [0, 0.5], s_2 = \mathbf{s}_1$ we obtain $\lambda_1(\nu_1) = 0.0191$
- (2) For $X_0 = [0.5, 0], s_2 = \mathbf{s}_1$ we obtain $\lambda_2(\nu_2) = 0.0594$
- (3) For $X_0 = [0.5, 0.5], s_2 = \mathbf{s}_1$ we obtain $\lambda_3(\nu_3) = 0.090$

For this configuration of environments we obtain positive invasion rates. So it proves, using 4, that persistence is possible for 3 species and 3 environments.

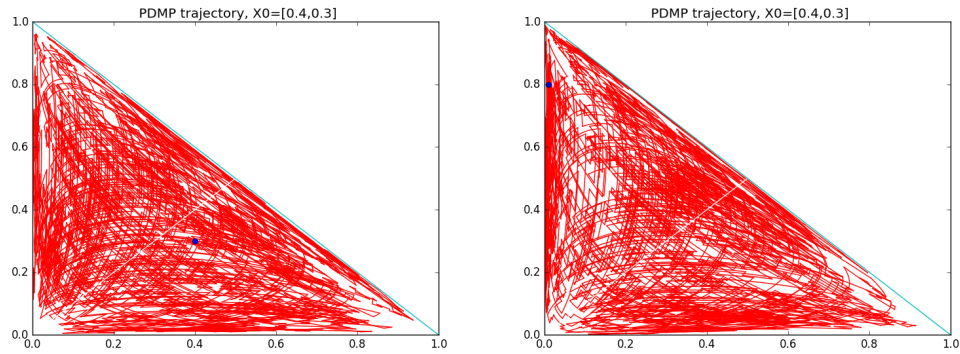


FIGURE 17. A PDMP trajectory. $T = 1000$. Left figure: $X_0 = [0.4, 0.3]$. Right figure: $X_0 = [0.01, 0.8]$

Example 7. We now give an example of persistence in which a species has never the best fitness. Let us choose as parameters $q_{i,j} = q_{k,l}, \forall i, j, k, l \in \{1, 2, 3\}$, and $\mathbf{s}_1 = \{0.1, -0.3\}, \mathbf{s}_2 = \{-0.33, 0.1\}, \mathbf{s}_3 = \{0.27, 0.25\}$.

So that,

$$\Lambda_0^1 = 0.5, \quad \Lambda_1^1 = 0.13, \quad \Lambda_0^2 = 0.04, \quad \Lambda_1^2 = 0.19, \quad \Lambda_0^3 = 0.26, \quad \Lambda_1^3 = 0.20.$$

As in the previous example, there are exactly 3 ergodic measures $\nu_i, i \in \{1, 2, 3\}$ and we are in the same situation than Figure 16.

Let us calculate the invasion rate, with the same method :

- (1) For $X_0 = [0, 0.5], s_2 = \mathbf{s}_1$ we obtain $\lambda_1(\nu_1) = 0.016$
- (2) For $X_0 = [0.5, 0], s_2 = \mathbf{s}_1$ we obtain $\lambda_2(\nu_2) = 0.019$
- (3) For $X_0 = [0.5, 0.5], s_2 = \mathbf{s}_1$ we obtain $\lambda_3(\nu_3) = 0.009$

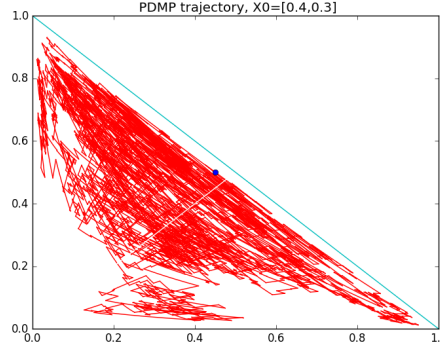


FIGURE 18. PDMP trajectory, $T=1000$, $X_0 = [0.45, 0.5]$.

The invasion rates are strictly positive so we conclude that in this example; we have persistence, even if the last species has never the best fitness. A trajectory of the PDMP is plotted in Figure 18.

In the two previous examples, the process is persistent, and thus admits at least one stationary distribution Π such that $\Pi(M_+) = 1$. The numerical simulations presented in Figure 6 suggest that in the case of Example 6, that Π has full support, i.e. its support is the whole space M . The following proposition proves this fact, as well as the exponential convergence of the process towards Π for general coefficients.

Proposition 22. *Assume that s_1, s_2, s_3 are such that*

$$\begin{cases} s_1 > 0 > r_1 \\ r_2 > s_2 > 0 \\ 0 > r_3 > s_3 \end{cases} \quad (15)$$

or

$$\begin{cases} s_1 > r_1 > 0 \\ r_2 > 0 > s_2 \\ 0 > s_3 > r_3 \end{cases} \quad (16)$$

Then, if the process is persistent :

- (1) The stationary distribution Π satisfying $\Pi(M_+) = 1$ is unique and absolutely continuous with respect to the Lebesgue measure;
- (2) Π has full support;
- (3) If furthermore $\alpha := s_2r_3 - r_2s_3 + s_3r_1 - s_1r_3 + s_1r_2 - s_2r_1 \neq 0$, then there exist $C, \theta, \gamma > 0$ such that, for all $(x, y, s) \in M_+$ and all $t \geq 0$,

$$\|\mathbb{P}_{(x,y,s)}(U_t \in \cdot) - \Pi\|_{TV} \leq C \left(\frac{1}{x^\theta} + \frac{1}{y^\theta} + \frac{1}{(1-x-y)^\theta} \right) e^{-\gamma t}.$$

Proof. We only do the proof in the case (15); it can be proved in the same way for (16).

For $i \in \{1, 2, 3\}$, we denote by $(\varphi_t^i(x))_{t \geq 0}$ the flow generated by $G_i := G_{s_i}$ and started at x . That is, $\varphi_t^i(x)$ is solution to

$$\begin{cases} \frac{\partial \varphi_t^i(x)}{\partial t} = G_i(\varphi_t^i(x)) \\ \varphi_0^i(x) = x. \end{cases}$$

For $m \geq 1$, $\mathbf{i} = (i_1, \dots, i_m) \in \{1, 2, 3\}^m$ and $\mathbf{u} = (u_1, \dots, u_m) \in \mathbb{R}_+^m$, we denote by $\Phi_{\mathbf{u}}^{\mathbf{i}}$ the composite flow: $\Phi_{\mathbf{u}}^{\mathbf{i}} = \varphi_{u_m}^{i_m} \circ \dots \circ \varphi_{u_1}^{i_1}$. For $x \in M$ and $t \geq 0$, we denote by $\mathcal{O}_t^+(x)$ (resp. $\mathcal{O}^+(x)$) the set of points that are reachable from x at time t (resp. at any nonnegative time) with a composite flow:

$$\mathcal{O}_t^+(x) = \{\Phi_{\mathbf{v}}^{\mathbf{i}}(x), (\mathbf{i}, \mathbf{v}) \in E^m \times \mathbb{R}_+^m, m \in \mathbb{N}, v_1 + \dots + v_m = t\},$$

$$\mathcal{O}^+(x) = \bigcup_{t \geq 0} \mathcal{O}_t^+(x).$$

We define the set of points that are accessible from \mathcal{E}_+ as

$$\Gamma = \bigcap_{x \in \mathcal{E}_+} \overline{\mathcal{O}^+(x)}.$$

According to Corollary 4.6 and Remark 14 in [Benaïm \[2018\]](#) and to Theorem 3.4 and Proposition 3.11 in [Benaïm et al. \[2015\]](#), $\Gamma \times E$ is included in the support of Π for all stationary distribution Π such that $\Pi(M_+) = 1$. Thus, point (2) is proved if we show that $\Gamma = \mathcal{E}$.

For $x \in \mathcal{E}$ and $i \in \{1, 2, 3\}$, we let $\gamma_+^i(x)$ and $\gamma_-^i(x)$ denote the positive and negative orbit, respectively, of x under the flow φ^i , namely :

$$\gamma_+^i(x) = \{\varphi_t^i(x), t \geq 0\}, \quad \gamma_-^i(x) = \{\varphi_t^i(x), t \leq 0\}.$$

In situation (15), for all $x \in \mathcal{E}_+$, $\gamma_+^i(x)$ is a regular curve linking x to e_i , while $\gamma_-^i(x)$ is a curve linking x to e_{i+1} , where $i+1$ is taken modulo 3. We claim that for all $x, y \in \mathcal{E}_+$ with $x \neq y$, there exist $i, j \in \{1, 2, 3\}$ such that $\gamma_+^i(x) \cap \gamma_-^j(y) \neq \emptyset$. In that case, let $z \in \gamma_+^i(x) \cap \gamma_-^j(y) \neq \emptyset$. Then, there exist $t, s > 0$ such that $z = \varphi_t^i(x) = \varphi_{-s}^j(y)$. Hence, by the flow property of φ^j , we get $y = \varphi_s^j \circ \varphi_t^i(x)$, and thus y is accessible from x . This shows that $\mathcal{E}_+ \subset \mathcal{O}^+(x)$, for all $x \in \mathcal{E}_+$, hence $\mathcal{E} \subset \Gamma$ and point (2) is proven since $\mathcal{E} \supset \Gamma$. We now prove the claim. Let $x, y \in \mathcal{E}_+$ with $x \neq y$. Then the $\gamma_+^i(x), i \in \{1, 2, 3\}$ are three regular curves linking x to each vertex of \mathcal{E}_0 , while the $\gamma_-^j(y), j \in \{1, 2, 3\}$ are three regular curves linking y to each vertex of \mathcal{E}_0 . In particular, at least one of these three first curves has to cross one of the three other, which proves the claim.

We pass to the proof of point (1). Let $x \in \mathcal{E}_+$. Then, there must exist a point $y \in \gamma_+^1(x)$ such that $G_1(y)$ and $G_2(y)$ are linearly independent. If not, one would have for all $y \in \gamma_+^1(x)$, $G_1(y) = \alpha(y)G_2(y)$ for some negative function α , which would imply that $\gamma_+^1(x) = \gamma_-^2(x)$. This is a contradiction since $\gamma_+^1(x)$ is a curve linking x to e_1 while $\gamma_-^2(x)$ is a curve linking x to e_3 . Hence, the weak bracket condition holds at y which belongs to Γ , thus

Π has to be unique and absolutely continuous with respect to the Lebesgue measure by Corollary 6.3 in [Benaïm \[2018\]](#).

To prove point (3), we also use Corollary 6.3 in [Benaïm \[2018\]](#). According to this corollary (which is a consequence of results in [Benaïm et al. \[2015\]](#) and [Bakhtin and Hurth \[2012\]](#)), it suffices to find an accessible point (x, y) (thus a point in \mathcal{E}) such that $G_1(x, y) - G_2(x, y)$ and $G_2(x, y) - G_3(x, y)$ are lineary independent. One can check that

$$\det(G_1 - G_2, G_2 - G_3)(x, y) = \frac{xy(1-x-y)}{h(x, y)}(s_2r_3 - r_2s_3 + s_3r_1 - s_1r_3 + s_1r_2 - s_2r_1),$$

where $h(x, y) = (1 + s_1x + r_1y)(1 + s_2x + r_2y)(1 + s_3x + r_3y) > 0$. In particular, if $s_2r_3 - r_2s_3 + s_3r_1 - s_1r_3 + s_1r_2 - s_2r_1 \neq 0$; $G_1(x, y) - G_2(x, y)$ and $G_2(x, y) - G_3(x, y)$ are lineary independent and point (3) is proven. \square

Remark 7. Using the same kind of proof, it can be shown that Π has full support in more general situation. Indeed, the assumption that the process is persistent implies that each of the species has exactly once the worst fitness. Indeed, if one species (say 1) has never the worst fitness, it has to be better than another one (say 2) in each environment, which implies that species 2 will go to extinction according to Corollary 11. Moreover, if the process is persistent, by Theorem 9, none of the species can have the best fitness in every environment. Thus, in the persistent case, we are either in case 15 or 16, that are handled by the previous proposition, or in a situation like in Example 7. That is

$$\begin{cases} s_1 > 0 > r_1 \\ r_2 > 0 > s_2 \\ s_3 > r_3 > 0 \end{cases} \quad (17)$$

With the same notations as in the proof of the previous proposition, one can see that the $\gamma_-^i(y)$ for $i \in \{1, 2, 3\}$ are still three regular curves linking one to each vertex of \mathcal{E}_0 . However, now $\gamma_+^1(x)$ and $\gamma_+^3(x)$ are curves linking x to e_1 , while $\gamma_+^2(x)$ is a curve linking x to e_2 . To be able to conclude as in the previous proof, we need $e_3 = 0$ to be accessible from x . This is for example the case if one can find $a_1, a_2, a_3 \geq 0$ such that

$$a_1s_1 + a_2s_2 + a_3s_3 < 0 \quad \text{and} \quad a_1r_1 + a_2r_2 + a_3r_3 < 0, \quad (18)$$

by the argument given in the proof of Theorem 14. In this case, $e_2 \in \mathcal{O}^+(x)$ and as before, $\nu^+(x)$ has to have a nonempty intersection with one of the $\gamma_-^i(y)$, and we can conclude that in this situation, Π is unique and has full support. In Example 7, take $a_1 = a_2 = 1/2$ and $a_3 = 0$, then (18) is satisfied and thus Π is unique and has full support. Note also that the condition $s_2r_3 - r_2s_3 + s_3r_1 - s_1r_3 + s_1r_2 - s_2r_1 \neq 0$ is satisfied, thus the process converges exponentially fast to Π .

6.5. Conclusion. In this part, we treat the whole case of tree species and two environments, and we prove persistence is impossible in this situation. On the other hand, if we deal with 3 species and 3 environments, we are

able to exhibit configurations where persistence is possible. Of course many other configurations of fitness gives persistence to. But, we actually are unable to give explicit conditions on fitness to characterize them. However numerical (deterministic) approximations may be used for each environment.

In view of the results of the previous sections, we formulate the following conjecture, that we have proved for 2 and 3 species.

Conjecture 23. *Persistence of the system is possible if and only if there are at least as many environments as there are species.*

7. APPENDIX

7.1. Proof of Theorem 2. Let $(U_n^J)_{n \geq 0} = (X_n^J, s_n^J)_{n \geq 0}$ be the Moran model described in section 1.1, $(U_t)_{t \geq 0} = (X_t, s_t)_{t \geq 0}$ the PDMP given by equation 2 and $(Z_t^J)_{t \geq 0} = (X_{t/J}, s_{t/J})_{t \geq 0}$ the PDMP in the time scale of the discrete process, whose generator is given by L .

Our goal is to quantify the difference

$$\mathbb{E}_{x,s} \left(f(U_t) - f(\tilde{U}_t^J) \right)$$

for $f : \mathcal{S} \rightarrow \mathbb{R}$ regular enough. First note that, since $U_t = Z_{t/J}^J$, we can rewrite this difference as

$$\mathbb{E}_{x,s} \left(f(Z_{t/J}^J) - f(Z_{\lfloor t/J \rfloor}^J) \right) + \mathbb{E}_{x,s} \left(f(Z_{\lfloor t/J \rfloor}^J) - f(U_{\lfloor t/J \rfloor}^J) \right) + \mathbb{E}_{x,s} \left(f(U_{\lfloor t/J \rfloor}^J) - f(\tilde{U}_{\lfloor t/J \rfloor}^J) \right).$$

We first show that the first and last term of the above quantity can easily be controlled. For all $t \geq 0$ and $J \geq 1$, one has $0 \leq t - \frac{\lfloor tJ \rfloor}{J} < \frac{1}{J}$, hence $\frac{\lfloor tJ \rfloor}{J}$ converges to t . The probability that $(s_u)_{u \geq 0}$ performs a jump at time t is zero, hence, almost surely, for J big enough, $s_{\frac{\lfloor tJ \rfloor}{J}} = s_t$. In particular, if f is C^1 , one has

$$\left| f(Z_{tJ}) - f(Z_{\lfloor tJ \rfloor}) \right| \leq \|f^{(1)}\| \left| X_t - X_{\frac{\lfloor tJ \rfloor}{J}} \right|,$$

where $\|f^{(1)}\| = \max_{(x,s) \in \mathcal{S}} |f'_s(x)|$. Let $C_G = \max_{(x,s) \in \mathcal{S}} |G_s(x)|$, then

$$\begin{aligned} \left| X_t - X_{\frac{\lfloor tJ \rfloor}{J}} \right| &= \left| \int_{\frac{\lfloor tJ \rfloor}{J}}^t G_{s_u}(X_u) du \right| \\ &\leq \left(t - \frac{\lfloor tJ \rfloor}{J} \right) C_G \leq \frac{C_G}{J}, \end{aligned}$$

which implies

$$\left| f(Z_{tJ}) - f(Z_{\lfloor tJ \rfloor}) \right| \leq \|f^{(1)}\| \frac{C_G}{J}.$$

Furthermore, $\tilde{U}_t^J = (\tilde{X}_t^J, \tilde{s}_t^J)$ and by definition, $\tilde{s}_t^J = s_{[tJ]}^J$ and

$$\begin{aligned} \left| \tilde{X}_t^J - X_{[tJ]}^J \right| &= J \left(t - \frac{[tJ]}{J} \right) \left| X_{[tJ]+1}^J - X_{[tJ]}^J \right| \\ &\leq \left| X_{[tJ]+1}^J - X_{[tJ]}^J \right|. \end{aligned}$$

Thus,

$$\left| \mathbb{E}_{x,s} \left(f(U_{[tJ]}^J) - f(\tilde{U}_t^J) \right) \right| \leq \|f^{(1)}\| \mathbb{E}_{x,s} \left| X_{[tJ]+1}^J - X_{[tJ]}^J \right| \leq \frac{\|f^{(1)}\|}{J}$$

because the difference between X_{n+1}^J and X_n^J is at most $1/J$. Therefore, one can look at the difference

$$\mathbb{E}_{x,s} \left(f(Z_{[tJ]}^J) - f(U_{[tJ]}^J) \right)$$

because

$$\left| \mathbb{E}_{x,s} \left(f(U_t) - f(U_{[tJ]}^J) \right) \right| \leq \|f^{(1)}\| \frac{C_G + 1}{J} + \mathbb{E}_{x,s} \left(f(Z_{[tJ]}^J) - f(U_{[tJ]}^J) \right).$$

We set $T_u^J f(x, s) = \mathbb{E}_{x,s} (f(Z_t^J))$ and $S_k^J f(x, s) = \mathbb{E}_{x,s} (f(X_n^J))$. When there is no ambiguity, we shall drop the exponent J on T^J and S^J . With these notations, our aim is to control $\|T_n f - S_n f\|_J$, where $n = [tJ]$. For this, we can use the following inequality, proved in [Gackou et al. \[2019\]](#) :

$$\|S_n f - T_n f\|_J \leq \sum_{k=0}^{n-1} \|(S_1 - T_1) T_k f\|_J \quad (19)$$

Thus we are reduced to the study of $\|(S_1 - T_1)g\|_J$ for g regular enough. We start by the following lemma :

Lemma 24. *There exists $\gamma_0, \gamma_1, \gamma_2 > 0$, such that for all $g \in C^3(\mathcal{I})$,*

$$\|(S_1 - T_1)g\|_J \leq \gamma_0 \|g\|_J + \gamma_1 \frac{\|g^{(1)}\|_J}{J^2} + \gamma_2 \frac{\|g^{(2)}\|_J}{J^2} + 2 \sum_{s' \neq s} \left| P_{s,s'}^J - \frac{\alpha_s Q_{s,s'}}{J} \right| \|g\|_J + O\left(\frac{1}{J^3}\right).$$

Proof. We first show that for g which is C^3 ,

$$T_1 g(x, s) = g(x, s) + Lg(x, s) + \frac{1}{2} L^2 g(x, s) + O\left(\frac{1}{J^3}\right)$$

Let $(\mathcal{P}_t)_{t \geq 0}$ be the semigroup associated with the PDMP $(U_t)_{t \geq 0} : Q_t g(x, s) = \mathbb{E}_{x,s}(g(U_t))$ and \mathcal{L} its generator :

$$\mathcal{L}g(x, s) = \frac{sx(1-x)}{(1+sx)} \frac{\partial}{\partial x} g(x, s) + \sum_{s' \in E} \alpha_s Q_{s,s'} (f(x, s') - f(x, s)).$$

Then, one has $T_t = \mathcal{P}_{t/J}$ and $L = \frac{1}{J} \mathcal{L}$. It is well known that for g in the domain of \mathcal{L} ,

$$\frac{\partial}{\partial t} \mathcal{P}_t g(x, s) = \mathcal{P}_t \mathcal{L}g = \mathcal{L} \mathcal{P}_t g$$

In particular, if g and $\mathcal{L}g$ are in the domain of \mathcal{L} , then $\mathcal{P}_t g$ is twice differential with respect to time and

$$\frac{\partial^2}{\partial t^2} \mathcal{P}_t g(x, s) = \mathcal{P}_t \mathcal{L}^2 g = \mathcal{L}^2 \mathcal{P}_t g,$$

where $\mathcal{L}^2 g = \mathcal{L}(\mathcal{L}g)$. In the case of PDMP, it is possible to prove that when g is C^3 , then both g and $\mathcal{L}g$ are in C^3 .

Thus, we obtain the following Taylor development :

$$\begin{aligned} T_1 g(x, s) &= \mathcal{P}_{t/J} g(x, s) \\ &= g(x, s) + \frac{1}{J} \mathcal{L}g(x, s) + \frac{1}{2J^2} \mathcal{L}^2 g(x, s) + O\left(\frac{1}{J^3}\right) \\ &= g(x, s) + Lg(x, s) + \frac{1}{2} L^2 g(x, s) + O\left(\frac{1}{J^3}\right). \end{aligned}$$

Hence,

$$S_1 g - T_1 g = S_1 g - g - Lg - \frac{1}{2} L^2 g + O\left(\frac{1}{J^3}\right).$$

Moreover, we have

$$\begin{aligned} S_1 g(x, s) &= \mathbb{E}_{x,s} (g(X_1^J, s_1^J)) \\ &= P_{s,s}^J \mathbb{E}_{x,s} (g(X_1^J, s)) + \sum_{s' \neq s} P_{s,s'}^J \mathbb{E}_{x,s} (g(X_1^J, s')), \end{aligned}$$

which leads to (we drop the J in $P_{s,s'}$ for better readability)

$$\begin{aligned} S_1 g(x, s) - T_1 g(x, s) &= \mathbb{E}_{x,s} (g(X_1^J, s)) - g(x, s) - Lg(x, s) \\ &\quad (P_{s,s} - 1) (\mathbb{E}_{x,s} (g(X_1^J, s)) - g(x, s)) \\ &\quad + \sum_{s' \neq s} P_{s,s'} (\mathbb{E}_{x,s} (g(X_1^J, s')) - g(x, s')) \\ &\quad + \sum_{s' \neq s} \left(P_{s,s'} - \frac{\alpha_s Q_{s,s'}}{J} \right) (g(x, s') - g(x, s)) \\ &\quad - \frac{1}{2} L^2 g(x, s) + O\left(\frac{1}{J^3}\right). \end{aligned}$$

We now prove that the three first terms are of order $1/J^2$, with bounds controllable by the derivative of g . Note that by definition of L^2 , it is immediate that there exist some constants γ'_0 , γ'_1 and γ'_2 such that

$$\|L^2 g\|_J \leq \gamma'_0 \frac{\|g\|_J}{J^2} + \gamma'_1 \frac{\|g^{(1)}\|_J}{J^2} + \gamma'_2 \frac{\|g^{(2)}\|_J}{J^2}.$$

Since in one step, the difference $X_1^J - x$ is of order $1/J$, we have the following Taylor development :

$$\mathbb{E}_{x,s} (g(X_1^J, s')) = g(x, s') + \frac{\partial g}{\partial x}(x, s') \mathbb{E}_{x,s} [X_1^J - x] + \frac{\partial^2 g}{\partial x^2}(x, s') \frac{1}{2} \mathbb{E}_{x,s} [(X_1^J - x)^2] + O\left(\frac{1}{J^3}\right)$$

By Proposition 1 and definition of L_C , we thus have

$$|\mathbb{E}_{x,s}(g(X_1^J, s)) - g(x, s) - L_C g(x, s)| \leq \frac{\|g^{(2)}\|}{2J^2} + O\left(\frac{1}{J^3}\right).$$

The previous Taylor development also gives that

$$|\mathbb{E}_{x,s}(g(X_1^J, s')) - g(x, s')| \leq \frac{\|g^{(1)}\|}{J} + O\left(\frac{1}{J^2}\right)$$

Now, since for all $s' \neq s$, $\lim_{J \rightarrow \infty} P_{s,s'}^J J = \alpha_s Q_{s,s'}$, we have $P_{s,s'} = O(1/J)$, which concludes the proof. \square

Let $f \in C^3(\mathcal{J})$. In view of inequality 19, we want to apply Lemma 24 to $T_k f$, for $0 \leq k \leq n-1$. For this, we need to prove that $T_t f$ is regular for all $t \geq 0$, and to give an estimate on the derivative of $T_t f$:

Lemma 25. *Let $C = \max_{(x,s) \in \mathcal{J}} |\frac{\partial G_s}{\partial x}(x)|$ and $K = \max_{(x,s) \in \mathcal{J}} |D^2 G_s(x)|$. Then for all $f \in C^2(\mathcal{J})$, for all $t \geq 0$,*

$$\|(\mathcal{P}_t f)^{(1)}\| \leq \exp(Ct) \|f^{(1)}\|,$$

and

$$\|(\mathcal{P}_t f)^{(2)}\| \leq \exp(2Ct) (\|f^{(1)}\| + K \|f^{(2)}\|).$$

In particular,

$$\|(T_t f)^{(1)}\| \leq \exp\left(C \frac{t}{J}\right) \|f^{(1)}\|,$$

and

$$\|(T_t f)^{(2)}\| \leq \exp\left(2C \frac{t}{J}\right) (\|f^{(1)}\| + K \|f^{(2)}\|).$$

Proof. For $s \in E$, we denote by $\varphi_t^s(x)$ the flow generated by G_s and started at x . That is, $\varphi_t^s(x)$ is solution to

$$\begin{cases} \frac{\partial \varphi_t^s(x)}{\partial t} = G_s(\varphi_t^s(x)) \\ \varphi_0^s(x) = x. \end{cases}$$

By C^∞ regularity of G_s , for every $t \geq 0$, $x \mapsto \varphi_t^s(x)$ is C^∞ . Let $(\tilde{S}_n)_{n \geq 0}$ and $(\tilde{T}_n)_{n \geq 0}$ denote the sequence of postjump locations and of jump times of $(s_t)_{t \geq 0}$, respectively. Under $\mathbb{P}_{x,s}$, one has

$$X_t^x = \varphi_{t-\tilde{T}_{N_t}}^{\tilde{S}_{N_t}} \circ \dots \circ \varphi_{\tilde{T}_1}^s(x),$$

where we have denoted X_t^x the process X_t to emphasis the dependence on x . From this equation, since the sequences $(\tilde{S}_n)_{n \geq 0}$ and $(\tilde{T}_n)_{n \geq 0}$ do not depend on x and since every φ^s is C^∞ , one deduce that $x \mapsto X_t^x$ is C^∞ almost surely. We can also write

$$X_t^x = x + \int_0^t G_{s_u}(X_u^x) du,$$

that we can differentiate with respect to x to find

$$\frac{\partial}{\partial x} X_t^x = 1 + \int_0^t DG_{s_u}(X_u^x) \frac{\partial}{\partial x} X_u^x du.$$

Using Gronwall's inequality, we deduce that

$$\left| \frac{\partial}{\partial x} X_t^x \right| \leq e^{Ct}.$$

Differentiating once again, we find

$$\frac{\partial^2}{\partial x^2} X_t^x = \int_0^t D^2 G_{s_u}(X_u^x) \left(\frac{\partial}{\partial x} X_u^x \right)^2 du + \int_0^t DG_{s_u}(X_u^x) \frac{\partial^2}{\partial x^2} X_u^x du,$$

which leads to

$$\left| \frac{\partial^2}{\partial x^2} X_t^x \right| \leq K(e^{Ct} - 1) + C \int_0^t \left| \frac{\partial^2}{\partial x^2} X_u^x \right| du.$$

Using once again Gronwall's inequality, we deduce that

$$\left| \frac{\partial^2}{\partial x^2} X_t^x \right| \leq K(e^{Ct} - 1)e^{Ct} \leq Ke^{2Ct}.$$

Now let $f \in C^2(\mathcal{I})$, then

$$\frac{\partial}{\partial x} f(X_t^x, s_t) = \left(\frac{\partial}{\partial x} f \right) (X_t^x, s_t) \frac{\partial}{\partial x} X_t^x,$$

and thus

$$\left| \frac{\partial}{\partial x} f(X_t^x, s_t) \right| \leq \|f^{(1)}\| e^{Ct}.$$

Furthermore,

$$\frac{\partial^2}{\partial x^2} f(X_t^x, s_t) = \left(\frac{\partial^2}{\partial x^2} f \right) (X_t^x, s_t) \left(\frac{\partial}{\partial x} X_t^x \right)^2 + \left(\frac{\partial}{\partial x} f \right) (X_t^x, s_t) \frac{\partial^2}{\partial x^2} X_t^x,$$

hence

$$\left| \frac{\partial^2}{\partial x^2} f(X_t^x, s_t) \right| \leq e^{2Ct} (\|f^{(2)}\| + K\|f^{(1)}\|)$$

□

We can now finish the proof of Theorem 2. Using inequality (19) and Lemma 24 applied to $g = T_k f$, we have :

$$\begin{aligned}
 \|S_n f - T_n f\| &\leq \sum_{k=0}^{n-1} \|(S_1 - T_1)T_k f\| \\
 &\leq \frac{1}{J^2} \sum_{k=0}^{n-1} \left(\gamma_0 \|T_k f\| + \gamma_1 \|T_k^{(1)} f\| + \gamma_2 \|T_k^{(2)} f\| \right) \\
 &\quad + \sum_{k=0}^{n-1} \left[2 \sum_{s' \neq s} \left| P_{s,s'}^J - \frac{\alpha_s Q_{s,s'}}{J} \right| \|T_k f\| + O\left(\frac{1}{J^3}\right) \right].
 \end{aligned}$$

Now, since $n = \lfloor tJ \rfloor$, we get that $\sum_{k=0}^{n-1} O(\frac{1}{J^3}) = O(\frac{1}{J^2})$. Moreover, by Lemma 25, we have

$$\sum_{k=0}^{n-1} \|(T_k f)^{(1)}\| \leq \|f^{(1)}\| \sum_{k=0}^{n-1} e^{k\frac{C}{J}} = \|f^{(1)}\| \frac{e^{n\frac{C}{J}} - 1}{e^{\frac{C}{J}} - 1}$$

Since $e^{\frac{C}{J}} - 1 \geq \frac{C}{J}$ and $n = \lfloor tJ \rfloor \leq tJ$, we get

$$\sum_{k=0}^{n-1} \|(T_k f)^{(1)}\| \leq \|f^{(1)}\| J \frac{e^{tC} - 1}{C}.$$

For the same reason, we get that

$$\sum_{k=0}^{n-1} \|(T_k f)^{(2)}\| \leq \left(\|f^{(1)}\| + K \|f^{(2)}\| \right) J \frac{e^{2tC} - 1}{2C},$$

hence

$$\begin{aligned}
 &\frac{1}{J^2} \sum_{k=0}^{n-1} \left(\gamma_0 \|T_k f\| + \gamma_1 \|T_k^{(1)} f\| + \gamma_2 \|T_k^{(2)} f\| \right) \\
 &\leq \frac{1}{J} \left(t\gamma_0 \|f\| + \gamma_1 \frac{e^{2tC} - 1}{C} \|f^{(1)}\| + \gamma_2 K \frac{e^{2tC} - 1}{2C} \|f^{(2)}\| \right)
 \end{aligned}$$

This, together with the fact that

$$\sum_{k=0}^{n-1} \sum_{s' \neq s} \left| P_{s,s'}^J - \frac{\alpha_s Q_{s,s'}}{J} \right| \|T_k f\| \leq |JP_{s,s'}^J - \alpha_s Q_{s,s'}| \|f\|$$

conclude the proof of Theorem 2.

7.2. A lemma for accessibility. This section is devoted to the statement and the proof of a lemma which is useful for accessibility issue. Let E be a finite set, and for all $i \in E$, let $f_i : \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}^d$ be a globally integrable vector field. For $i \in E$, we denote by $(\varphi_t^i(x))_{t \geq 0}$ the flow generated by f_i and started at x . That is, $\varphi_t^i(x)$ is solution to

$$\begin{cases} \frac{\partial \varphi_t^i(x)}{\partial t} = f_i(\varphi_t^i(x)) \\ \varphi_0^i(x) = x. \end{cases}$$

For $m \geq 1$, $\mathbf{i} = (i_1, \dots, i_m) \in \{1, 2, 3\}^m$ and $\mathbf{u} = (u_1, \dots, u_m) \in \mathbb{R}_+^m$, we denote by $\Phi_{\mathbf{u}}^{\mathbf{i}}$ the composite flow: $\Phi_{\mathbf{u}}^{\mathbf{i}} = \varphi_{u_m}^{i_m} \circ \dots \circ \varphi_{u_1}^{i_1}$. For $x \in \mathbb{R}^d$ and $t \geq 0$, we denote by $\mathcal{O}_{f,t}^+(x)$ (resp. $\mathcal{O}_f^+(x)$) the set of points that are reachable from x at time t (resp. at any nonnegative time) with a composite flow:

$$\mathcal{O}_{f,t}^+(x) = \{\Phi_{\mathbf{v}}^{\mathbf{i}}(x), (\mathbf{i}, \mathbf{v}) \in E^m \times \mathbb{R}_+^m, m \in \mathbb{N}, v_1 + \dots + v_m = t\},$$

$$\mathcal{O}_f^+(x) = \bigcup_{t \geq 0} \mathcal{O}_{f,t}^+(x).$$

For $B \subset \mathbb{R}^d$, We define the set of points that are accessible from B (with the vector fields $(f_i)_{i \in E}$) as

$$\Gamma_{f,B} = \bigcap_{x \in B} \overline{\mathcal{O}_f^+(x)}.$$

These accessible sets are linked to the support of invariant probability measure of PMDP, see e.g. [Benaïm et al., 2015, Proposition 3.17]. With these notations, we have the following lemma :

Lemma 26. *Let $(f_i)_{i \in E}$ and $(g_i)_{i \in E}$ be two families of globally integrable vector fields on \mathbb{R}^d . Assume that for all i , there exists a positive, Lipschitzian, bounded function $h_i : \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}$ such that $g_i = h_i f_i$. Then, for all $x \in \mathbb{R}^d$, one has*

$$\mathcal{O}_f^+(x) = \mathcal{O}_g^+(x).$$

In particular, for all $B \subset \mathbb{R}^d$

$$\Gamma_{f,B} = \Gamma_{g,B}.$$

Proof. Since $g_i = h_i f_i$, one can find, for all $i \in E$ and $x \in \mathbb{R}^d$ an increasing bijection $\alpha_x^i : [0, +\infty) \rightarrow [0, +\infty)$ such that, for all $t \geq 0$, $\psi_t^i(x) = \varphi_{\alpha_x^i(t)}^{i_1}(x)$, where ψ^i and φ_i are the flow generated by g_i and f_i , respectively. Now, let $y \in \mathcal{O}_f^+(x)$. Then, there exists $(\mathbf{i}, \mathbf{v}) \in E^m \times \mathbb{R}_+^m$ such that

$$y = \Phi_{\mathbf{u}}^{\mathbf{i}}(x) = \varphi_{u_m}^{i_m} \circ \dots \circ \varphi_{u_1}^{i_1}(x).$$

Hence,

$$y = \psi_{\varphi_{u_{m-1}}^{i_{m-1}} \circ \dots \circ \varphi_{u_1}^{i_1}(x)}^{i_m}(u_m) \circ \dots \circ \psi_{\alpha_x^{i_1}(u_1)}^{i_1}(x),$$

and so $y \in \mathcal{O}_g^+(x)$. Since the functions α are bijective, we can prove the converse inclusion, hence the equality of $\mathcal{O}_f^+(x)$ and $\mathcal{O}_g^+(x)$ \square

With the notations of the main sections of this paper, one has

$$G_s(x) = h_s(x) f_s(x),$$

where $h_s(x) = 1 + s^1 x^1 + \dots + s^S x^S$ and $f_s^i(x) = x^i (s^i - (s^1 x^1 + \dots + s^S x^S))$. The particular interest of the lemma lies in the fact that a convex combination of the f_s is given by the function with the convex combination of the coefficients. That is, if $(a_s)_{s \in E}$ are nonnegative such that $\sum_s a_s = 1$, and if we set for $s_a = \sum_{s \in E} a_s s$, then $\sum_s a_s f_s = f_{s_a}$.

8. RÉFÉRENCES

- Armstrong, R. A. and McGehee, R. (1976). Coexistence of species competing for shared resources. *Theoretical Population Biology*, 9(3):317 – 328. [1](#)
- Azaïs, R., Bardet, J.-B., Génadot, A., Krell, N., and Zitt, P.-A. (2014). Piecewise deterministic Markov process—recent results. In *ESAIM: Proceedings*, volume 44, pages 276–290. EDP Sciences. [6](#)
- Bakhtin, Y. and Hurth, T. (2012). Invariant densities for dynamical systems with random switching. *Nonlinearity*, 25(10):2937–2952. [14](#), [38](#)
- Bakhtin, Y., Hurth, T., and Mattingly, J. C. (2015). Regularity of invariant densities for 1d systems with random switching. *Nonlinearity*, 28(11):3755. [14](#), [15](#)
- Bardet, J.-B., Christen, A., Guillin, A., Malrieu, F., and Zitt, P.-A. (2013). Total variation estimates for the TCP process. *Electron. J. Probab.*, 18:no. 10, 21. [6](#)
- Benaïm, M., Le Borgne, S., Malrieu, F., and Zitt, P.-A. (2015). Qualitative properties of certain piecewise deterministic Markov processes. *Ann. Inst. Henri Poincaré Probab. Stat.*, 51(3):1040–1075. [6](#), [14](#), [21](#), [37](#), [38](#), [45](#)
- Benaïm, M. and Lobry, C. (2016). Lotka Volterra in fluctuating environment or “how switching between beneficial environments can make survival harder”. *Ann. Appl. Probab.*, 26(6):3754–3785. [6](#), [13](#), [15](#), [30](#)
- Benaïm, M. and Strickler, E. (2019). Random switching between vector fields having a common zero. *Ann. Appl. Probab.*, 29(1):326–375. [11](#), [13](#), [14](#), [19](#), [20](#), [21](#), [30](#)
- Benaïm, M. (June 2018). Stochastic persistence. *arXiv:1806.08450v2*. [1](#), [2](#), [3](#), [9](#), [10](#), [11](#), [14](#), [21](#), [27](#), [30](#), [37](#), [38](#)
- Chafaï, D., Malrieu, F., and Paroux, K. (2010). On the long time behavior of the TCP window size process. *Stochastic Process. Appl.*, 120(8):1518–1534. [6](#)
- Chesson, P. and Warner, R. (1981). Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *American Naturalist*, 117:923–943. [1](#)
- Chesson, P. L. (1982). The stabilizing effect of a random environment. *Journal of Mathematical Biology*, 15(1):1–36. [1](#)
- Cloez, B., Dessalles, R., Genadot, A., Malrieu, F., Marguet, A., and Yvinec, R. (2017). Probabilistic and piecewise deterministic models in biology. *ESAIM: Proceedings and Surveys*, 60:225–245. [6](#)
- Crudu, A., Debussche, A., Muller, A., and Radulescu, O. (2012). Convergence of stochastic gene networks to hybrid piecewise deterministic processes. *Ann. Appl. Probab.*, 22(5):1822–1859. [6](#)
- Danino, M., Kessler, D., and Shnerb, N. (2018). Stability of two-species communities: drift, environmental stochasticity, storage effect and selection. *Theoretical population biology*, 119:57–71. [1](#), [4](#)

- Danino, M. and Shnerb, N. (2018). Fixation and absorption in a fluctuating environment. *Journal of theoretical biology*, 441:84–92. [4](#)
- Davis, M. H. A. (1984). Piecewise-deterministic Markov processes: a general class of nondiffusion stochastic models. *J. Roy. Statist. Soc. Ser. B*, 46(3):353–388. [6](#)
- de Mottoni, P. and Schiaffino, A. (1981). Competition systems with periodic coefficients: A geometric approach. *Journal of Mathematical Biology*, 11(3):319–335. [1](#)
- Du, N. H., Dang, N. H., and Feng, W. (2014). Asymptotic behavior of Kolmogorov systems with predator-prey type in random environment. *Communications on Pure & Applied Analysis*, 13(6). [15](#)
- Ethier, S. N. and Nagylaki, T. (1989). Diffusion approximations of the two-locus wright-fisher model. *Journal of Mathematical Biology*, 27(1):17–28. [5](#)
- Fontbona, J., Guérin, H., and Malrieu, F. (2012). Quantitative estimates for the long-time behavior of an ergodic variant of the telegraph process. *Adv. in Appl. Probab.*, 44(4):977–994. [6](#)
- Fontbona, J., Guérin, H., and Malrieu, F. (2016). Long time behavior of telegraph processes under convex potentials. *Stochastic Process. Appl.*, 126(10):3077–3101. [6](#)
- Gackou, G., Guillin, A., and Personne, A. (2019). When can the discrete moran process be replaced by wright-fisher diffusion? (hal-02116608). [7](#), [40](#)
- Guillin, A., Jabot, F., and Personne, A. (2018). On the simpson index for the moran process with random selection and immigration. arXiv:1809.08890. [5](#), [9](#)
- Hening, A. and Strickler, E. (2019). On a predator-prey system with random switching that never converges to its equilibrium. *SIAM Journal on Mathematical Analysis*, 51(5):3625–3640. [20](#)
- Hurth, T. and Kuehn, C. (2019). Random switching near bifurcations. *Stochastics and Dynamics*, page 2050008. [14](#)
- Jabot, F. and Lohier, T. (2016). Non-random correlation of species dynamics in tropical tree communities. *Oikos*, 125(12):1733–1742. [1](#)
- Kalyuzhny, M., Kadmon, R., and Shnerb, N. (2015). A neutral theory with environmental stochasticity explains static and dynamic properties of ecological communities. *Ecology letters*, 18(6):572–580. [1](#)
- Kimura, M. (1964). Diffusion models in population genetics. *Journal of Applied Probability*, 1(2):177–232. [5](#)
- Kluth, S. and Baake, E. (2013). The moran model with selection: fixation probabilities, ancestral lines, and an alternative particle representation. *Theor Popul Biol*, 12:90–104. [2](#)
- Moran, P. A. P. (1958). Random processes in genetics. *Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society.*, 54(1):60–71. [1](#), [3](#)
- Pakdaman, K., Thieullen, M., and Wainrib, G. (2010a). Fluid limit theorems for stochastic hybrid systems with application to neuron models. *Adv. in*

- Appl. Probab.*, 42(3):761–794. [6](#)
- Pakdaman, K., Thieullen, M., and Wainrib, G. (2010b). Intrinsic variability of latency to first-spike. *Biol. Cybernet.*, 103(1):43–56. [6](#)
- Pakdaman, K., Thieullen, M., and Wainrib, G. (2012). Asymptotic expansion and central limit theorem for multiscale piecewise-deterministic Markov processes. *Stochastic Process. Appl.*, 122(6):2292–2318. [6](#)
- Schreiber, S. (2012). Persistence for stochastic difference equations: A mini review. (18):1381–1403. [2](#), [10](#)
- Schreiber, S., Benaïm, M., and Atchadé, K. (2011). Persistence in fluctuating environments. *Journal of Mathematical Biology*, 62:655–683. [2](#)
- Strickler, E. (2018). Randomly switched vector fields sharing a zero on a common invariant face. *arXiv preprint arXiv:1810.06331*. [11](#), [19](#), [20](#)

Annexe A

Liste des symboles

- A Nombre d'ancêtres dans le réservoir de la population étudiée. 14, 20
- a_i Nombre d'ancêtres de l'espèce i ($\sum a_i = A$). 14
- $a_{i,j}$ Le j ème ancêtre de l'espèce i . 14
- \mathcal{C}^j Espace des fonctions j fois dérivables dont la j ème dérivée est continue. 32
- \mathcal{E} Ensemble des valeurs prises par le vecteur d'abondance X_t . 50, 55
- \mathcal{E}_0 Espace d'extinction d'au moins une espèce. 50
- \mathcal{E}_0^i Espace d'extinction de l'espèce i . 50
- e_i Le i ème vecteur de la base canonique. 62
- I_J Espace d'états de la chaîne de Markov discrète. 7
- J Nombre d'individus dans la communauté. 7, 20
- J_i Nnombre d'individus de l'espèce i parmi les J . 14
- \mathcal{L} Générateur d'un semi-groupe de transition de la solution d'une EDS. 43
- M Espace dans lequel évolue le PDMP. 57
- m Paramètre d'immigration. 7
- M^+ Ensemble de M dans lequel toutes les espèces sont présentes. 57
- M_0 Espace d'extinction d'au moins une espèce pour le PDMP. 57
- \mathbb{S} L'ensemble des espèces. 20
- M_t^i Le i ème moment de X_t . 35
- μ_s Mesure invariante du processus de saut s_t . 59
- $n_{i,j}$ Le nombre de descendants de l'ancêtre j de l'espèce i . 14
- $\mathcal{P}_{erg}(B)$ Ensemble des mesures de probabilité ergodiques sur B . 58
- $\phi_{i,j}$ Le nombre d'ancêtres de l'espèce i ayant j descendants. 15
- π Mesure invariante d'un processus Markovien. 42, 43
- π_S Mesure invariante dans le cas de S espèces. 43
- p_n^i Proportion d'individus de l'espèce i dans le réservoir au temps n . 20
- ψ_σ Le nombre d'espèces dans la communauté ayant la même descendance ancestrale σ . 14
- $P_t f(x)$ Semi-groupe de transition de la solution X_t d'une EDS. 43
- Π_t^u Mesure d'occupation du processus U_t . 58

- Q^m Générateur du processus d'immigration. 48
- \mathcal{S}_{eq} L'indice de Simpson à l'équilibre. 12, 13
- σ_i La descendance ancestrale de l'espèce i . 14
- \mathcal{S}_t Indice de Simpson. 21, 30
- s_n^i Valeur de l'indice de sélection d l'espèce i au temps n . 20
- T_0 Premier temps d'atteinte de 0 par le processus (temps d'extinction). 40
- T_1 Premier temps d'atteinte de 1 par le processus (temps d'invasion). 40
- $T_{1,0}$ Premier temps d'atteinte de 0 ou 1 par le processus ($\min(T_1, T_0)$). 41
- θ Taux d'évolution du réservoir. 13
- U_n $U_n = (X_n, m_n, p_n, s_n)$, le vecteur donnant l'état de la population et de l'environnement au temps n . 21
- v_t Processus de diffusion borné. 39
- w_n^i Nombre d'espèces dans la communauté représentées par i individus au temps n . 8
- X_n Le vecteur ayant pour coordonnée X_n^i . 7, 20, 48
- X_t Proportion de l'espèce 1 dans la communauté dans le cas où $S = 3$, sinon il s'agit du vecteur ayant pour coordonnée i , X_t^i . 51, 57
- X_n^i Proportion de l'espèce i dans la communauté au temps n . 7, 20
- Y_t Proportion de l'espèce 2 dans la communauté (utilisé dans le cas de où $S = 3$). 51
- Z_t Proportion de l'espèce 3 dans la communauté (utilisé dans le cas de où $S = 3$). 51