

# Superprocessus et coalescents

Amandine Véber

sous la direction de Jean-François Le Gall et Alison Etheridge

## Contents

<b>1</b>	<b>Introduction</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Superprocessus</b>	<b>2</b>
2.1	Un ingrédient essentiel : le mécanisme de branchement . . . . .	2
2.2	Construction des superprocessus . . . . .	4
2.3	Exemples . . . . .	6
2.4	Obstacles et superprocessus de Dawson-Watanabe . . . . .	6
<b>3</b>	<b>Coalescents</b>	<b>8</b>
3.1	Les différents coalescents . . . . .	8
3.2	Dualité et relations entre coalescents et systèmes branchants . . . . .	10

## 1 Introduction

Les superprocessus sont des processus markoviens à valeurs dans l'espace  $\mathcal{M}_f(E)$  des mesures finies sur un espace polonais  $E$ . Ils sont caractérisés par un mécanisme de branchement  $\psi$  qui permet de décrire l'évolution de la masse de la mesure aléatoire et d'un déplacement spatial  $\xi$  donnant la répartition de cette masse dans  $E$ . Pour mieux comprendre ces objets, il est possible de construire les superprocessus comme limites de processus à valeurs dans l'espace  $\mathcal{M}_p(E)$  des mesures ponctuelles de la forme

$$\sum_{i \in I(t)} \delta_{\xi_i},$$

où  $I(t)$  est l'ensemble fini des indices des particules  $\xi_i$  en vie à l'instant  $t$  et  $\delta_x$  est une masse de Dirac en  $x \in E$ . Une telle mesure représente la position dans l'espace d'un nombre fini de particules (par la suite, on emploiera indifféremment particules ou individus). Celles-ci se reproduisent à des temps aléatoires mais discrets, selon un mécanisme de branchement choisi pour converger vers celui induit par  $\psi$  lorsque le nombre initial de particules tend vers l'infini; elles se déplacent entre temps selon la loi de  $\xi$ . Comme nous allons le voir, cette approximation par des populations finies a l'avantage de donner aux superprocessus l'image d'une population infinie de particules se déplaçant et mourant en laissant derrière elles un nombre aléatoire de descendants. Cette interprétation a bien sûr ses limites, mais elle est en règle générale un très bon guide pour l'intuition. Dans la première partie, on introduira donc les différentes composantes nécessaires à la définition d'un superprocessus, on verra les idées principales permettant de construire une suite adéquate de processus à valeurs dans  $\mathcal{M}_p(E)$ , puis on se penchera sur quelques questions posées par les liens entre un type particulier de superprocessus, appelé super-mouvement brownien, et son déplacement sous-jacent.

Les superprocessus trouvent leurs applications en particulier en génétique des populations, où ils prennent vraiment le sens d'une population infinie d'individus (voir Evans et Steinsaltz [7] pour un exemple intéressant sur le vieillissement chez les bactéries). La génétique des populations est un domaine de la biologie et des mathématiques qui tente de comprendre comment évolue la fréquence de différents allèles (i.e. des variants) d'un ou plusieurs gènes dans une population donnée, ainsi que les mécanismes qui influencent cette évolution. Parmi ces derniers, on peut citer les mutations, la sélection naturelle, la recombinaison, les migrations entre différentes communautés locales, les variations de la taille de la

population, etc. On renvoie aux chapitres 4 et 5 de ce mémoire pour une revue de différents sujets liés à cette étude et au livre de Hartl et Clark [9] pour une présentation plus orientée vers les questions biologiques.

Une autre branche fructueuse de la génétique des populations est venue d'un changement de point de vue (assez radical, même s'il semble "intuitif" après vingt ans de travaux) par rapport à celui des superprocessus : plutôt que regarder l'évolution "vers le futur" de la population, on peut s'intéresser à la généalogie d'individus échantillonnés aujourd'hui et voir comment celle-ci se dessine lorsque la flèche du temps pointe vers le passé. En effet, si l'on regarde les fréquences d'allèles dans une population vivant au temps 0 (que l'on appelle le présent) et que l'on dispose d'un ou plusieurs modèles de généalogies incorporant les différents facteurs cités précédemment, on peut espérer être capable d'inférer l'histoire de la population à partir de la diversité observée dans notre échantillon. En l'absence de sélection naturelle et de recombinaison, des outils mathématiques appropriés sont les coalescents, des processus markoviens qui peuvent être vu comme des partitions de  $\mathbf{N}$  devenant de plus en plus grossières, ou comme des arbres généalogiques d'une population d'individus indexés par  $\mathbf{N}$ . L'avantage de cette approche par la généalogie est que l'on "oublie" tous les individus qui n'ont pas contribué à la génération présente, ce qui en fait en particulier un outil agréable pour faire des simulations. Dans la seconde partie, on verra quels sont les différents types de coalescents utilisés en génétique des populations, leur rapport avec les superprocessus (brièvement, car le sujet n'est pas facile) et pour finir les questions qu'ils posent et auxquelles on peut espérer répondre.

## 2 Superprocessus

Une grande partie des résultats suivants, ainsi que de nombreux compléments se trouvent dans les livres de Le Gall [12] et Etheridge [5]. Même si ces deux présentations contiennent tous les résultats nécessaires, une très bonne référence sur les processus de Markov et en particulier les théorèmes de convergence est l'ouvrage d'Ethier et Kurtz [6].

### 2.1 Un ingrédient essentiel : le mécanisme de branchement

La première partie du programme est de spécifier le mécanisme selon lequel la masse de la mesure aléatoire évolue. A ce moment, il devient intéressant d'avoir une interprétation en tant que population d'individus et à ce titre nous commençons donc par regarder un nombre fini de particules, sans tenir compte de leur position spatiale. Des mécanismes de reproduction particulièrement bien étudiés pour une telle population finie sont les processus de Galton-Watson, dont une description est la suivante :

**Définition 2.1.** Soit  $\mu$  une mesure de probabilité sur  $\mathbf{Z}_+$ . Le processus de Galton-Watson associé à  $\mu$  est la chaîne de Markov  $(N_k, k \geq 0)$  à valeurs dans  $\mathbf{Z}_+$  telle que, conditionnellement à  $N_n$ ,

$$N_{n+1} = \sum_{i=1}^{N_n} \eta_i,$$

où l'égalité est en loi et les variables  $\eta_i$  sont i.i.d. de loi  $\mu$ . On appellera par la suite  $\mu$  la **loi de reproduction**.

D'après la description précédente,  $N_k$  est la taille de la population à la génération  $k$  et une réalisation de  $\eta_i$  donne le nombre de descendants à la génération  $n + 1$  de la  $i$ ème particule vivante à la génération  $n$ . Une première propriété immédiate est la **propriété d'additivité** : si  $(N_k, k \geq 0)$  et  $(N'_k, k \geq 0)$  sont deux processus de Galton-Watson indépendants associés à la même probabilité  $\mu$ , alors  $(N_k + N'_k, k \geq 0)$  est aussi un processus de Galton-Watson associé à  $\mu$ .

On se limitera par la suite au cas où la loi de reproduction est critique (i.e. d'espérance 1) ou sous-critique (i.e. d'espérance strictement inférieure à 1). Gardons en tête l'objectif final, qui est de construire un mécanisme d'évolution d'une population de taille infinie. Que se passe-t-il lorsque la valeur initiale du processus de Galton-Watson tend vers l'infini ? De manière évidente, la taille de la population devient indescriptible car infinie. Pour y remédier, une solution est de diviser la taille de la population à toutes les générations par un paramètre  $a_m$  approprié, puis de faire tendre  $m$  vers l'infini. Si l'on peut choisir une telle suite croissante de paramètres  $a_m$  de sorte que la suite de processus (on note  $[x]$  la partie entière

de  $x$ )

$$\left( \frac{1}{a_m} N_{[mt]}^{(m)}, t \geq 0 \right) \quad (1)$$

tende vers un processus  $(Y_t, t \geq 0)$  au sens de la convergence faible des lois marginales de dimension finie, alors nécessairement  $Y$  est un **processus de branchement à états continus** (abrégé en CSBP ultérieurement, d'après le nom anglais de ce type de processus) dont la définition est la suivante :

**Définition 2.2.** *Un processus markovien  $(Y_t, t \geq 0)$  à valeurs dans  $\mathbf{R}_+$ , dont les trajectoires sont càdlàg (i.e. continues à droite avec limites à gauche), est un processus de branchement à états continus si ses noyaux de transition  $P_t(x, dy)$  vérifient la **propriété d'additivité** suivante :*

$$P_t(x + x', \cdot) = P_t(x, \cdot) * P_t(x', \cdot), \quad t \geq 0, x, x' \in \mathbf{R}_+,$$

où  $*$  représente le produit de convolution de deux mesures.

De manière intuitive,  $Y$  représente la "masse" (à valeurs dans  $\mathbf{R}_+$ ) d'une population infinie dans laquelle chaque individu a une masse infinitésimale. Cette interprétation émane de la construction précédente sous forme de limite de processus de Galton-Watson : à l'étape  $m$ , chaque individu se voit octroyer la masse  $\frac{1}{a_m}$ , qui décroît assez rapidement pour que la masse totale de la population reste finie à la limite. A noter, le changement de temps effectué dans (1): puisque que la masse des individus est de plus en plus petite, les variations de la masse totale de la population d'une génération à l'autre sont de moins en moins importantes. Pour effectivement observer une évolution, on doit alors s'intéresser aux événements qui arrivent pendant  $m$  générations au lieu de garder l'échelle de temps correspondant à une seule génération.

**Remarque 2.1.** *Le résultat cité précédemment sur la convergence des processus de Galton-Watson normalisés est dû à Lamperti [10]. Dans ce même article, il montre que, réciproquement, tout CSBP peut être obtenu de cette manière.*

Cette méthode de construction de suites correspondant à des populations finies et convergeant vers l'objet d'intérêt apparaîtra à nouveau dans la suite. Quant aux CSBP, ils nous serviront dans le paragraphe suivant pour définir le mécanisme de branchement d'un superprocessus. Auparavant, on donne une caractérisation des CSBP qui sera très utile par la suite :

**Théorème 2.2.** *Soit  $Y$  un CSBP, que l'on suppose critique ou sous-critique (i.e.  $\int P_t(x, dy)y \leq x$  pour tout  $t \geq 0$ ) et non nul. Alors sa transformée de Laplace doit être de la forme*

$$\int P_t(x, dy)e^{-\lambda y} = e^{-xu_t(\lambda)}, \quad \lambda \geq 0 \quad (2)$$

où la fonction  $u_t(\lambda)$  est l'unique solution positive de l'équation intégrale

$$u_t(\lambda) + \int_0^t ds \psi(u_s(\lambda)) = \lambda, \quad (3)$$

pour une fonction  $\psi$  de la forme

$$\psi(u) = \alpha u + \beta u^2 + \int_0^\infty \pi(dr)(e^{-ru} - 1 + ru), \quad (4)$$

où  $\alpha \geq 0$ ,  $\beta \geq 0$  et  $\pi$  est une mesure  $\sigma$ -finie sur  $(0, \infty)$  telle que  $\int \pi(dr)(r \wedge r^2) < \infty$ .

Réciproquement, si  $\psi$  est une fonction de ce type, alors il existe un unique (en loi) CSBP associé à  $\psi$ . La fonction  $\psi$  est appelée **mécanisme de branchement** de  $Y$ .

Une preuve de ce résultat ainsi qu'une interprétation de  $\alpha$ ,  $\beta$  et  $\pi$  sont données dans Le Gall [12], Chap.II. Nous nous contenterons de quelques exemples :

- si  $\psi(u) = \alpha u$ , alors  $Y_t = Y_0 e^{-\alpha t}$ ;
- si  $\psi(u) = \beta u^2$  (branchement quadratique), un calcul rapide donne  $u_t(\lambda) = \frac{\lambda}{1 + \beta \lambda t}$ . Le processus  $Y$  est appelé dans ce cas diffusion de Feller, et peut être construit de manière équivalente comme la

solution de l'équation différentielle stochastique

$$dY_t = \sqrt{2\beta Y_t} dB_t,$$

où  $B$  est un mouvement brownien linéaire standard;

- si  $\alpha = \beta = 0$  and  $\pi(dr) = c \frac{dr}{r^{1+b}}$  avec  $1 < b < 2$ , on obtient  $\psi(u) = c'u^b$ . Dans ce cas,  $\psi$  est appelé mécanisme de branchement stable d'indice  $b$ . Ils sont cités ici car on les retrouvera plus tard lorsque l'on verra les relations entre coalescents et superprocessus/CSBP.

Pour finir, citons une propriété intéressante concernant la probabilité d'extinction d'un CSBP, qui donne un exemple de l'importance de la fonction  $\psi$  :

**Proposition 2.3.** *Soit  $Y$  un CSBP de mécanisme de branchement  $\psi$  partant de  $x > 0$  et soit  $T = \inf\{t \geq 0, Y_t = 0\}$ . Alors presque sûrement,  $Y_t = 0$  pour tout  $t \geq T$ . D'autre part,  $T < \infty$  presque sûrement ssi  $1/\psi$  est intégrable en  $+\infty$  (ce qui est vrai en particulier pour un branchement quadratique). Dans le cas contraire, alors  $T = \infty$  p.s.*

La première partie de la proposition découle de la propriété de Markov forte (pas énoncée dans ce paragraphe mais vraie pour tout CSBP) appliquée à  $Y$  au temps d'arrêt  $T$ . Le reste est dû à Grey [8].

## 2.2 Construction des superprocessus

Dans le paragraphe précédent, on a donné un sens à l'évolution de la "masse" d'une population infinie, ainsi qu'aux événements de branchement (i.e. reproduction où le nombre de descendants peut être zéro) des individus qui la composent. Il reste à présent à ajouter le déplacement spatial de telle manière que l'on puisse le relier aussi au comportement de particules. Dans ce but, une construction sous forme de limite de processus avec un nombre fini de particules s'avère encore une fois particulièrement instructive.

On se donne un processus de Markov  $\xi$  à valeurs dans  $E$  et à trajectoires càdlàg.  $\xi$  nous servira de déplacement spatial. Supposons que l'on a initialement un nombre fini (dépendant de  $m$ ) de particules, qui partent des points  $x_1^m, x_2^m, \dots \in E$  au temps 0. Deux constructions sont possibles pour arriver au superprocessus que l'on recherche. On donne la première pour l'intuition qu'elle apporte sur l'évolution des processus considérés, mais la deuxième (qui est somme toute une légère modification de la première) illustre la manière dont on peut obtenir des résultats sur les superprocessus (en particulier une caractérisation par l'équation d'évolution) à partir de propriétés équivalentes pour les populations finies.

- **Première construction :** On suppose que la taille de la population ( $N_{i/m}^m, i = 0, 1, \dots$ ) est un processus de Galton-Watson. Les particules évoluent indépendamment selon  $\xi$  jusqu'au temps  $t = 1/m$ . Au temps  $t = 1/m$ , chaque individu se reproduit et ses descendants partent ensuite du point de  $E$  auquel se trouvait leur parent et évoluent indépendamment les uns des autres selon la loi de  $\xi$  entre les instants  $1/m$  et  $2/m$ . Un nouvel épisode de reproduction a lieu au temps  $2/m$  puis les membres de cette troisième génération se déplacent, etc. Supposons à présent qu'il existe une suite croissante  $(a_m)$  (comme dans le paragraphe précédent) telle que la suite de processus  $(\frac{1}{a_m} N_{[mt]}^m, t \geq 0)$  converge vers un  $\psi$ -CSBP  $Y$ , la convergence ici étant celle des lois marginales de dimension finie. On définit la mesure aléatoire :

$$Z_t^m = \frac{1}{a_m} \sum_i \delta_{\xi_t^{m,i}}, \quad (5)$$

où la somme est sur l'ensemble des particules en vie au temps  $t$  et  $\xi_t^{m,i}$  est la position au temps  $t$  de la  $i$ -ème particule en vie (l'indexation des particules en vie au temps  $t$  n'a pas d'importance ici). Pour chaque  $m$ ,  $Z^m$  est à valeurs dans  $\mathcal{M}_p(E)$ , que l'on munit de la topologie faible. Par construction, pour chaque  $m \geq 0$ , la masse totale de  $Z_t^m$  est  $\frac{1}{a_m} N_{[mt]}^m$ , qui converge par hypothèse vers le  $\psi$ -CSBP  $Y$ . Sous des hypothèses assez générales sur  $\xi$  (notamment remplies par le mouvement brownien dans  $\mathbf{R}^d$ ), on peut alors montrer que la suite de processus  $Z^m$  converge au sens de la convergence des lois marginales de dimension finie vers un processus aléatoire  $X$  à valeurs dans les mesures finies sur  $E$ , à condition que la suite des valeurs initiales  $Z^m(0)$  converge en loi vers une mesure  $\theta \in \mathcal{M}_f(E)$  (évidemment choisie comme point de départ de  $X$ ).

- **Seconde construction :** Comme précédemment, chaque particule se déplace indépendamment des autres selon la loi de  $\xi$  entre ses instants de branchement. Cette fois, en revanche, toutes les particules ne se reproduisent pas au mêmes instants déterministes comme dans la construction précédente, mais chaque particule a un temps de vie aléatoire distribué selon une variable exponentielle de paramètre  $\rho > 0$  (identique pour toutes les particules ici, mais rien n'interdit que  $\rho$  dépende de la position spatiale de la particule). A la fin de ce temps, la particule meurt et laisse à l'endroit où elle se trouve un nombre aléatoire de descendants, dont on note  $\Phi$  la fonction génératrice. Cette fois, la taille de la population n'évolue plus selon un processus de Galton-Watson classique, mais selon un processus de Galton-Watson à temps continu. En faisant tendre la taille initiale de la population vers l'infini avec  $m$  et en remplaçant  $\rho$  par  $m\rho$  (comme expliqué dans ce qui suit), on obtient à la limite le même processus  $X$  que dans la première construction. La relation entre  $\psi$  et  $\Phi$  n'est pas immédiate et est laissée de côté.

**Remarque 2.4.** *A toutes les étapes et à la limite, les mesures aléatoires considérées ont elles aussi la propriété d'additivité : si on note  $Q_t(\nu, \cdot)$  les noyaux de transition associés, alors pour toutes mesures  $\nu_1, \nu_2$ ,*

$$Q_t(\nu_1 + \nu_2, \cdot) = Q_t(\nu_1, \cdot) * Q_t(\nu_2, \cdot),$$

*i.e. la loi du processus partant de la valeur  $\nu_1 + \nu_2$  est identique à celle de la somme de deux copies indépendantes du processus partant respectivement de  $\nu_1$  et  $\nu_2$ .*

Considérons un processus  $Z$  du type introduit dans la seconde construction ( $Z_t$  est la somme des mesures de Dirac aux positions des particules en vie à l'instant  $t$ ). L'idée suivante est de caractériser la loi de  $Z$  grâce à la loi de processus aléatoires  $(f(Z_t), t \geq 0)$  à valeurs dans  $\mathbf{R}$ , pour une famille "assez variée" de fonctions  $f$ . Plus précisément, on regarde pour tout  $t \geq 0$  et  $x \in E$  la grandeur :

$$w_t(x) = \mathbf{E}_{\delta_x} [\exp\langle Z_t, \log f \rangle],$$

où  $f$  est une fonction sur  $E$  telle que  $c \leq f \leq 1$  pour une certaine constante  $c > 0$  et  $\langle \mu, f \rangle$  est une notation pour  $\int f d\mu$ . On remarquera que  $\exp\langle Z_t, \log f \rangle$  est en fait le produit des valeurs de  $f$  évaluée aux particules en vie à l'instant  $t$ . On a alors le résultat suivant :

**Proposition 2.5.** *La fonction  $w_t(x)$  correspondant à  $Z$  est solution de l'équation intégrale*

$$w_t(x) = \rho \Pi_x \left[ \int_0^t ds (\Phi(w_{t-s}(\xi_s)) - w_{t-s}(\xi_s)) \right] + \Pi_x [f(\xi_t)], \quad (6)$$

où  $\Pi_x$  est la loi de  $\xi$  partant du point  $x \in E$ . De manière équivalente, si on note  $L$  le générateur du déplacement spatial ( $L = \frac{1}{2}\Delta$  dans le cas du mouvement brownien),  $w_t(x)$  est solution du système :

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial t} = \rho(\Phi(w) - w) + Lw, \\ w_0(x) = f(x) \end{cases}$$

L'équation (6) est souvent appelée **équation d'évolution** de  $Z$ .

Une preuve de ce résultat est disponible dans Etheridge [5] par exemple. Elle consiste à regarder ce qu'il se passe entre les instants  $t$  et  $t + dt$  : soit une particule meurt et laisse derrière elle un nombre aléatoire de descendants (ce qui donne le premier terme du membre de droite de (6), voir Etheridge [5] pour plus de détails), soit elle ne meurt pas pendant ce laps de temps et se déplace selon  $L$  (deuxième terme de (6)).

Faisons à présent tendre le nombre initial de particules vers l'infini. En partant de  $a_m$  individus, chacun de masse  $1/a_m$  et branchant à un taux  $m\rho$ , on peut montrer que la suite des processus  $Z^m$  ainsi obtenus converge vers un objet limite  $X$  à valeurs dans les mesures finies sur  $E$ , dont les noyaux de transition  $Q_t(\mu, d\nu)$  vérifient pour une fonction  $\psi$  de la forme (4):

**Théorème 2.6.** *Pour tout  $\mu \in \mathcal{M}_f(E)$  et tout  $t > 0$ , pour toute fonction  $g$  borélienne, positive et bornée de  $E$  dans  $\mathbf{R}$ ,*

$$\int Q_t(\mu, d\nu) e^{-\langle \nu, g \rangle} = e^{-\langle \mu, u_t \rangle},$$

où  $u_t(x)$  est l'unique solution positive de l'équation intégrale

$$u_t(x) + \rho \Pi_x \left[ \int_0^t ds \psi(u_{t-s}(\xi_s)) \right] = \Pi_x[g(\xi_t)]. \quad (7)$$

En outre, la famille  $\{Q_t(\mu, d\nu), t > 0, \mu \in \mathcal{M}_f(E)\}$  satisfait la propriété d'additivité

$$Q_t(\mu, \cdot) * Q_t(\mu', \cdot) = Q_t(\mu + \mu', \cdot).$$

Le processus markovien  $X$  est appelé  $(\xi, \psi)$ -superprocessus. De manière heuristique, la construction précédente permet de voir  $X$  comme un nuage de particules qui se déplacent dans  $E$  selon  $\xi$  et se reproduisent selon  $\psi$  indépendamment les unes des autres. A nouveau, on peut observer que la masse totale du superprocessus  $\langle X, 1 \rangle$  est un CSBP de mécanisme de branchement  $\psi$ . La condition d'extinction donnée à la fin du paragraphe précédent se traduit donc immédiatement en une condition d'extinction sur le superprocessus.

## 2.3 Exemples

On donne deux exemples de superprocessus, l'un pour le nombre considérable de travaux le concernant et l'autre pour ses applications en génétique des populations.

1. **Superprocessus de Dawson-Watanabe ou Super-mouvement brownien.** Le déplacement sous-jacent est un mouvement brownien dans  $\mathbf{R}^d$  et le mécanisme de branchement est donné par  $\psi(u) = u^2$  (branchement quadratique). Dans ce cas, l'équation d'évolution est la suivante :

$$u_t(x) + \Pi_x \left[ \int_0^t ds u_{t-s}(\xi_{t-s})^2 \right] = \Pi_x[g(\xi_t)]$$

2. **Superprocessus de Fleming-Viot.** Ce superprocessus est différent de ceux que l'on a traité jusqu'ici, du fait que dans l'approximation par des processus ayant un nombre fini de particules, on impose que la taille de la population soit constante. Plus précisément, à chaque événement de branchement, la particule impliquée ne meurt pas mais saute sur la position de l'une des autres particules en vie à cet instant (de manière équivalente, la particule meurt et une autre particule en vie à ce moment se reproduit pour garder la taille de la population constante). A la limite lorsque le nombre initial de particules tend vers l'infini, le processus obtenu est à valeurs dans les mesures de probabilité sur  $E$  (si bien sûr on s'est arrangé pour que la masse totale des populations finies à chaque étape soit 1). Ce superprocessus  $X$  est plus couramment caractérisé par un **problème de martingales** :

**Proposition 2.7.** *Pour toute fonction  $\phi \in \mathcal{D}(L)$ , le domaine de définition de l'opérateur  $L$  associé à  $\xi$ ,*

$$\langle X_t, \phi \rangle - \langle X_0, \phi \rangle - \int_0^t ds \langle X_s, L\phi \rangle$$

*est une martingale de variation quadratique*

$$\int_0^t ds (\langle X_t, \phi^2 \rangle - \langle X_t, \phi \rangle^2).$$

Le fait que cet ensemble de conditions caractérise bien le superprocessus de Fleming-Viot est justifié par la théorie de Stroock et Varadhan sur les problèmes de martingales. Pour plus de détails, voir Stroock et Varadhan [16].

## 2.4 Obstacles et superprocessus de Dawson-Watanabe

Dans ce paragraphe, on se restreint au super-mouvement brownien dans  $\mathbf{R}^d$ , même si la première proposition au moins est généralisable. On a vu grâce aux descriptions précédentes que, même si on ne peut pas formellement assimiler un superprocessus à une population infinie d'individus se déplaçant et se reproduisant de manière individuelle, il existe cependant des liens assez forts entre les mécanismes de

branchement, de déplacement spatial et l'évolution de la mesure aléatoire. Dans cet esprit, la proposition suivante relie de manière éloquente le comportement moyen du superprocessus avec celui d'une seule particule :

**Proposition 2.8.** *Pour toute fonction  $f$  borélienne, bornée et positive sur  $\mathbf{R}^d$ , pour tout  $t \geq 0$ ,*

$$\mathbf{E}_\mu[\langle Z_t, f \rangle] = \langle \mu, T_t f \rangle$$

et

$$\mathbf{E}_\mu[\langle Z_t, f \rangle^2] = \langle \mu, T_t f \rangle^2 + 2 \int_0^t \langle \mu, T_s((T_{t-s} f)^2) \rangle ds,$$

où  $T_t f(x) = \mathbb{I}_x[f(\xi_t)]$ .

Cette formule est généralisable à des moments d'ordres supérieures grâce à la formule des moments de Dynkin (voir Etheridge [5] pour une présentation agréable de ce résultat).

**Remarque 2.9.** *Aussi peu transparent que cela puisse paraître ici, la formule des moments d'ordre  $p$  est obtenue en regardant les généalogies possibles entre les instants 0 et  $t$  pour  $p$  particules en vie à l'instant  $t$ .*

Fort de tous ces liens, tournons-nous vers des résultats liés au mouvement brownien, avec comme question en tête : peut-on les traduire en des résultats similaires sur le super-mouvement brownien? On se place dorénavant dans  $\mathbf{R}^d$ , pour  $d \geq 3$ . On ajoute aussi des obstacles dans l'espace, i.e. des zones dans lesquelles une particule est instantanément tuée. Ainsi, si elle part en dehors de ces obstacles, la particule suit un mouvement brownien jusqu'à toucher l'un des obstacles et meurt à ce moment-là. Une certaine littérature s'est développée sur ce sujet (voir notamment le livre de Sznitman [17] sur le mouvement brownien parmi des obstacles aléatoires et les références qui y sont données), mais nous nous concentrerons sur des obstacles d'un type particulier, obtenus à partir d'un **nuage poissonien**.

Comme son nom l'indique, un nuage poissonien d'intensité  $\mu \in \mathcal{M}(\mathbf{R}^d)$  est une collection dénombrable de points de  $\mathbf{R}^d$  aléatoires, dont le nombre de ceux qui tombent dans un certain borélien  $A$  est une variable de Poisson de paramètre  $\mu(A)$  et les nombres de points qui tombent dans des boréliens disjoints sont des variables aléatoires indépendantes. On se donne donc un processus ponctuel de Poisson  $\mathcal{P}$  d'intensité  $I(x) = c dx$ , où  $c$  est une constante positive et  $dx$  est la mesure de Lebesgue sur  $\mathbf{R}^d$ . Autour de chacun de ces points, on dispose une boule de rayon  $r$  : les obstacles sont alors constitués de l'union des boules construites de cette manière. Un résultat (en réalité bien plus général que ce qui suit) dû à Le Gall [11] est le suivant :

**Théorème 2.10.** *Soit  $D$  est un domaine borné de  $\mathbf{R}^d$ . Pour tout  $\varepsilon > 0$ , soit  $\mathcal{P}_\varepsilon$  un nuage poissonien sur  $D$  d'intensité  $\varepsilon^{2-d} c dx$  où  $c$  est une constante positive. On note*

$$\Omega_\varepsilon := \bigcup_{x \in \mathcal{P}_\varepsilon} B(x, \varepsilon)$$

*l'ensemble d'obstacles obtenu à partir de  $\mathcal{P}_\varepsilon$ . Soit  $Q_t^\varepsilon$  le semigroupe associé au mouvement brownien tué dans  $\Omega_\varepsilon$  et en dehors de  $D$  et  $Q_t^*$  celui d'un mouvement brownien sans obstacle mais tué au bout d'un temps exponentiel de paramètre  $k_d c$  ( $k_d$  est une constante bien choisie qui ne dépend que de  $d$ ) et à la sortie de  $D$ . Alors, pour toute fonction  $f$  continue et bornée sur  $D$ ,*

$$\int_D dx (Q_t^\varepsilon f(x) - Q_t^* f(x))^2 \rightarrow 0, \quad \varepsilon \rightarrow 0$$

*en probabilité pour la loi des obstacles.*

**Remarque 2.11.** *Lorsque  $\varepsilon \rightarrow 0$ , le nombre d'obstacles augmente, mais leur rayon diminue (et d'ailleurs le volume total des obstacles contenus dans un compact tend vers 0).*

Si à présent on considère pour tout  $\varepsilon > 0$ , non plus un mouvement brownien, mais un superprocessus ayant comme déplacement spatial sous-jacent un mouvement brownien sur  $\mathbf{R}^d$  entier tué dans les obstacles  $\Omega_\varepsilon$ , qu'en est-il de la convergence de cette suite de superprocessus ? On peut montrer que, le long de la suite  $\varepsilon = n^{-\alpha}$  (pour  $\alpha > 1$ ) et presque sûrement pour la mesure de probabilité régissant les

obstacles, le superprocessus tué dans les obstacles converge en loi vers le superprocessus se déplaçant selon un mouvement brownien dans  $\mathbf{R}^d$  et dont le mécanisme de branchement  $\psi(u)$  comporte le terme linéaire supplémentaire  $k_d c u$ . D'après ce qu'on a vu dans le paragraphe sur les CSBP, ceci signifie que le superprocessus à la limite ne voit plus d'obstacle, mais est tué à un taux  $k_d c$  en plus du branchement quadratique usuel. Pour  $\varepsilon$  général, on peut montrer que, en probabilité pour la loi des obstacles, la suite de superprocessus converge en loi vers cette même limite. On renvoie à Véber [18] pour plus de détails.

### 3 Coalescents

Jusqu'à présent on a beaucoup utilisé les termes population, individus, juste comme une image pour les objets que l'on regardait. Ces termes prennent leur sens biologique en génétique des populations, où l'on regarde effectivement des populations d'individus évoluant de génération en génération (ou de manière continue dans le temps). Si la théorie précédente a occasionné des apports fondamentaux à ce domaine de la biologie et des mathématiques, celle des coalescents offre un regard différent mais tout aussi fructueux sur l'évolution des fréquences d'allèles dans une population et sur les mécanismes qui ont mené à la diversité (ou au manque de diversité) observée aujourd'hui. On renvoie au chapitre 5 de ce mémoire pour une présentation des avantages offerts par ce point de vue.

#### 3.1 Les différents coalescents

Un coalescent est un processus markovien à valeurs dans l'ensemble  $\mathcal{P}_\infty$  des partitions de  $\mathbf{N}$  tel qu'au cours du temps, les différentes classes qui composent la partition fusionnent à un certain taux. Dans ce paragraphe, on définit les trois types de coalescents que l'on rencontre en génétique des populations, qui partagent tous la propriété que le taux auquel les familles (ou classes) coalescent ne dépend que du nombre de familles et pas de leur taille. Pour plus de détails sur ces types de coalescents, voir le livre de Bertoin [2], et pour d'autres types de coalescents, voir Aldous [1].

##### Le coalescent de Kingman

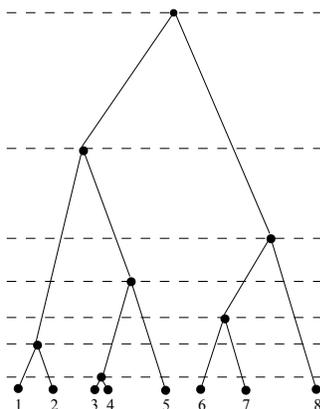


Figure 1: Coalescent de Kingman pour  $n = 8$  individus

Celui-ci est le plus simple et a été introduit par Kingman en 1982. Pour le comprendre, on se restreint à nouveau aux partitions de  $[n] = \{1, \dots, n\}$  plutôt que celles de  $\mathbf{N}$  directement. Il se trouve que ceci suffit à définir un processus à valeurs dans  $\mathcal{P}_\infty$ .

Commençons par donner quelques notations : pour  $n \in \mathbf{N}$ ,  $\mathcal{P}_n$  est l'ensemble des partitions de  $[n]$  et si  $\xi, \eta \in \mathcal{P}_n$ , on note  $\eta \subset \xi$  si  $\eta$  est obtenu à partir de  $\xi$  en fusionnant exactement deux classes de  $\xi$ . Pour finir, on note  $|\xi|$  le nombre de classes de la partition  $\xi$ .

**Définition 3.1.** Soit  $n \in \mathbf{N}$ . On appelle  $n$ -coalescent un processus markovien à valeurs dans  $\mathcal{P}_n$  dont les taux de transition sont les suivants : pour  $\eta \neq \xi$ ,

$$q_{\xi\eta} = \begin{cases} 1 & \text{si } \eta \subset \xi, \\ 0 & \text{sinon.} \end{cases}$$

Un exemple sous forme d'arbre généalogique est donné dans la figure 1 pour  $n = 8$ . L'instant  $t = 0$  correspond au bas de la figure, où les 8 individus sont alignés. La partition correspondante est  $\{\{1\}, \{2\}, \{3\}, \{4\}, \{5\}, \{6\}, \{7\}, \{8\}\}$ . Lorsque deux lignées ancestrales se rencontrent, les classes correspondantes fusionnent : par exemple, le premier tel événement arrive au niveau de la ligne pointillée la plus basse, et la nouvelle partition obtenue est  $\{\{1\}, \{2\}, \{3, 4\}, \{5\}, \{6\}, \{7\}, \{8\}\}$ . On voit en particulier que pour ce type de coalescents, au plus deux classes peuvent fusionner à un moment donné.

La famille de coalescents indexée par  $n = 1, 2, \dots$  est consistente, au sens où si  $m < n$ , alors la restriction à  $\mathcal{P}_m$  d'un  $n$ -coalescent (qui consiste à ne regarder que les intersections avec  $[m]$  des classes contenant au moins un élément de  $[m]$ ) est un  $m$ -coalescent. Cette propriété permet d'écrire la définition suivante :

**Définition 3.2.** Il existe un unique (en loi) processus  $\Pi^K = (\Pi^K(t), t \geq 0)$  à valeurs dans  $\mathcal{P}_\infty$  tel que pour tout  $n \in \mathbf{N}$ , le processus  $\Pi_{[n]}^K$  induit par la restriction à  $[n]$  est un  $n$ -coalescent. Le processus  $\Pi^K$  est appelé coalescent de Kingman.

### Les $\Lambda$ -coalescents

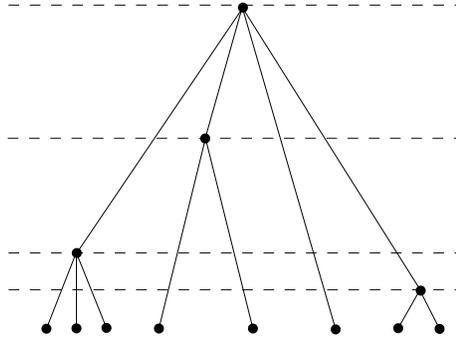


Figure 2:  $\Lambda$ -coalescent  $n = 8$  individus

Une classe plus générale de coalescents a été introduite par Pitman [13] et Sagitov [14]. Cette fois, on autorise des fusions impliquant plus de deux classes, mais toute fusion impliquant simultanément deux ancêtres différents est interdite. Dans ce cas, Pitman a montré que les taux de transition sont caractérisés par une mesure finie  $\Lambda$  sur  $[0, 1]$  de la manière suivante : sachant que l'on a  $b$  classes dans la partition au temps  $t$ , tout  $k$ -uplet fixé de classes (pour  $2 \leq k \leq b$ ) coalesce entre  $t$  et  $t + dt$  avec probabilité  $\lambda_{bk}dt$ , où

$$\lambda_{bk} = \int_0^1 x^k (1-x)^{b-k} \frac{\Lambda(dx)}{x^2}$$

On renvoie au papier de Pitman pour une explication. De manière heuristique, dans le cas particulier où la mesure  $x^{-2}\Lambda(dx)$  est finie, les événements de coalescence se produisent à taux  $c = \int_0^1 x^{-2}\Lambda(dx)$ . Lors de chaque événement, on choisit  $x \in (0, 1]$  selon la mesure  $x^{-2}\Lambda(dx)$  normalisée pour en faire une probabilité, puis on assigne indépendamment à chaque classe de la partition la valeur 1 avec probabilité  $x$  et la valeur 0 avec probabilité  $1-x$ . On fusionne ensuite toutes les classes portant un 1. La probabilité que chacun des membres d'un  $k$ -uplet fixé reçoive un 1 et les  $b-k$  autres classes un 0 est alors  $x^k(1-x)^{b-k}$ . L'interprétation que l'on peut tirer lorsque le nombre de classes est infini est que le paramètre  $x$  est la

fréquence (on ne peut pas parler de proportion dans une population infinie) des classes qui vont fusionner pendant cet événement. Un exemple de réalisation d'un  $\Lambda$ -coalescent est donné dans la figure 2.

**Remarque 3.1.** *Le coalescent de Kingman est un cas particulier des  $\Lambda$ -coalescents. Il correspond à  $\Lambda = \delta_0$ . La description qui précède ne s'applique pas pour le coalescent de Kingman, puisqu'alors  $\int x^{-2}\Lambda(dx) = \infty$ . Cette description aide cependant à comprendre le comportement du coalescent si on approche  $\delta_0$  par  $\delta_\varepsilon$  avec  $\varepsilon$  petit.*

### Les $\Xi$ -coalescents

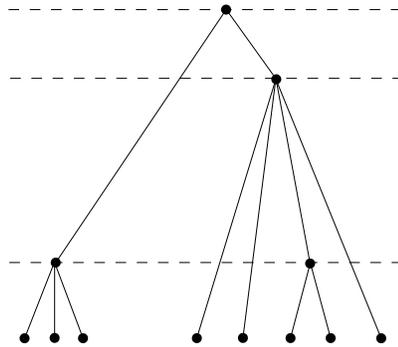


Figure 3:  $\Xi$ -coalescent pour  $n = 8$  individus

Un dernier type de coalescents, ne le cachons pas plus compliqué que les deux précédents a été introduit par Schweinsberg et Sagitov. Il autorise à la fois les coalescences multiples (impliquant plus de deux classes) et simultanées (deux telles fusions peuvent de produire en même temps). Cette fois, Schweinsberg [15] a montré que ces coalescents sont en bijection avec les mesures finies sur le simplexe

$$\left\{ (x_1, x_2, \dots) : x_1 \geq x_2 \geq \dots \geq 0, \sum_{i=1}^{\infty} x_i \leq 1 \right\}.$$

Les taux de transition correspondant s'expriment aussi au moyen d'une mesure  $\Xi$  sur le simplexe, en une formule qui généralise celle des  $\Lambda$ -coalescents. De manière heuristique, les  $x_i$  donnent à nouveau la fréquence dans la population infinie des individus descendant du  $i$ -ème individu dans la liste des ancêtres. Un exemple est dessiné dans la figure 3 et on peut aussi faire la remarque que les  $\Lambda$ -coalescents sont des cas particuliers des  $\Xi$ -coalescents (où  $x_i = 0$  p.s. pour tout  $i \geq 2$ , i.e. un seul individu est un ancêtre lors de chaque coalescence).

### 3.2 Dualité et relations entre coalescents et systèmes branchants

A ce stade, puisqu'on a beaucoup parlé de populations et qu'il y a un rapport évident entre processus de Galton-Watson et coalescents (le second donnant plus d'informations que le premier sur les relations entre les individus, puisque les processus de Galton-Watson ne font que suivre le nombre total d'individus et ne gardent pas de trace des relations de parenté), on peut se poser la même question lorsque la taille de la population tend vers l'infini. Malheureusement, tout n'est plus aussi clair. On se contentera donc de donner quelques références pour continuer dans cette voie. Auparavant, définissons une notion qui a son utilité dans la description des rapports entre coalescents et processus avec branchement : la **dualité**. La définition suivante provient de Etheridge [5] et une définition plus générale se trouve dans Ethier et Kurtz [6].

**Définition et Théorème 3.1.** *Soient  $E_1, E_2$  des espaces métriques munis des tribus boréliennes associées et  $\mathbf{P}, \mathbf{Q}$  des probabilités sur l'espace des fonctions càdlàg de  $[0, \infty)$  dans  $E_1, E_2$  respectivement. On*

note aussi  $X$ , respectivement  $Y$ , le processus canonique sur cet espace. On suppose que ces deux processus sont markoviens. Soient  $f, g$  des fonctions bornées sur  $E_1 \times E_2$  vérifiant les conditions suivantes :

1. Pour tout  $y \in E_2$ ,  $f(\cdot, y)$  et  $g(\cdot, y)$  sont des fonctions continues sur  $E_1$ ,
2. Pour tout  $x \in E_1$ ,  $f(x, \cdot)$  et  $g(x, \cdot)$  sont des fonctions continues sur  $E_2$ ,
3. Pour tout  $y \in E_2$ ,

$$f(X(t), y) - \int_0^t g(X(s), y) ds$$

est une  $\mathbf{P}$ -martingale,

4. Pour tout  $x \in E_1$ ,

$$f(x, Y(t)) - \int_0^t g(x, Y(s)) ds$$

est une  $\mathbf{Q}$ -martingale.

Alors,

$$\mathbf{E}^{\mathbf{P}}[f(X(t), Y(0))] = \mathbf{E}^{\mathbf{Q}}[f(X(0), Y(t))]$$

et les processus  $X$  et  $Y$  de loi respectives  $\mathbf{P}$  et  $\mathbf{Q}$  sont dits duaux pour la fonction  $f$ .

**Exemple 3.2.** D'après la caractérisation donnée au moyen de l'équation d'évolution, le super-mouvement brownien possède un dual déterministe décrit comme suit : pour  $\phi \in C_b^+(\mathbf{R}^d) \cap \mathcal{D}(\Delta)$ ,

$$\mathbf{E}[\exp -\langle X_t, \phi \rangle] = \exp -\langle X_0, u(t, \cdot) \rangle,$$

où l'évolution de  $u(t, x)$  est donnée par :

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \Delta u - \frac{1}{2}u^2 \\ u(0, x) = \phi(x). \end{cases}$$

Comme dans l'exemple cité, les processus duaux sont une aide pour comprendre le processus original (lorsqu'ils sont plus simples évidemment). Une forme de dualité entre coalescents et superprocessus est particulièrement bien décrite pour les processus de Fleming-Viot, dont le dual est un coalescent de Kingman, et leurs généralisation, dont le dual est un  $\Lambda$ -coalescent. On renvoie à Bertoin et Le Gall [3] pour ces questions.

Quant aux rapports entre CSBP et coalescents, on renvoie à Birkner et al [4] pour une condition nécessaire et suffisante sur les CSBP (à savoir être  $\alpha$ -stable pour  $\alpha \in (0, 2)$ ) pour que la généalogie après un changement de temps approprié, soit décrite par un  $\Lambda$ -coalescent où la mesure  $\Lambda$  est une distribution Beta de paramètres  $(2 - \alpha, \alpha)$ , i.e.

$$\Lambda(du) = C_\alpha u^{1-\alpha}(1-u)^{\alpha-1} du.$$

## References

- [1] D.J. Aldous. Deterministic and stochastic models for coalescence (aggregation and coagulation): a review of the mean-field theory for probabilists. *Bernoulli*, 5:3-48, 1999.
- [2] J. Bertoin. Random fragmentation and coagulation processes. Cambridge University Press, 2006.
- [3] J. Bertoin and J.F. Le Gall. Stochastic flows associated to coalescent processes. *Probab. Th. Rel. Fields*, 126:261-288, 2003.
- [4] M. Birkner, J. Blath, M. Capaldo, A.M. Etheridge, M. Möhle, J. Schweinsberg and A. Wakolbinger. Alpha-stable branching and Beta-coalescents. *Electr. J. Probab.*, 10:3-25, 2005.
- [5] A.M. Etheridge. An introduction to superprocesses. American Mathematical Society, 2000.
- [6] S.N. Ethier and T.G. Kurtz. Markov processes: characterization and convergence. Wiley, 1986.

- [7] S.N. Evans and D. Steinsaltz. Damage segregation at fissioning may increase growth rates: a superprocess model. To appear in *Theor. Popul. Biol.*
- [8] D.R. Grey. Asymptotic behaviour of continuous time, continuous state branching processes. *J. Appl. Probab.*, 11:669-677, 1974.
- [9] D.L. Hartl and A.G. Clark. Principles of population genetics. Sinauer Associates, *fourth edition*, 2006.
- [10] J. Lamperti. The limit of a sequence of branching processes. *Z. Wahrsch. verw. Gebiete*, 7:271-288, 1967.
- [11] J.F. Le Gall. Manuscript non publié.
- [12] J.F. Le Gall. Spatial branching processes, random snakes and partial differential equations. Birkäuser, 1999.
- [13] J. Pitman. Coalescent with multiple collisions. *Ann. Probab.*, 27:1870-1902, 1999.
- [14] S. Sagitov. The general coalescent with asynchronous mergers of ancestral lines. *J. Appl. Probab.*, 36:1116-1125, 1999.
- [15] J. Schweinsberg. Coalescents with simultaneous multiple collisions. *Electr. J. Probab.*, 5:1-50, 2000.
- [16] D.W. Stroock and S.R.S. Varadhan. Multidimensional diffusion processes. Springer, 1979.
- [17] A.S. Sznitman. Brownian motion, obstacles and random media. Springer, 1998.
- [18] A. Véber. Quenched convergence of a sequence of superprocesses in  $\mathbf{R}^d$  among Poissonian obstacles. *Soumis*.