

# Probabilités d’extinction d’une population distyle de plantes modélisée par une marche aléatoire inhomogène

Aurélien VELLERET  
Nicolas FORIEN

juin 2014

## 1 Introduction

### 1.1 Contexte biologique

Comme chacun sait, le dicton « Qui se ressemble s’assemble » n’est jamais très bon à appliquer en génétique des populations. En effet, pour le maintien de la diversité génétique d’une espèce, il est essentiel que les individus qui s’accouplent aient des génotypes différents pour éviter la « dépression endogamique », une apparition de caractères récessifs délétères du fait de la trop forte consanguinité.

Chez les animaux, on peut imaginer que les mouvements de populations et les rencontres entre différents groupes permettent d’éviter en partie ce phénomène. Mais les plantes à fleurs, qui sont pour la plupart hermaphrodites, ne contrôlent pas la rencontre entre le pollen et les étamines, qui peut *a priori* avoir lieu au sein d’une même plante.

Nous nous intéresserons ici au mécanisme de reproduction dit « auto - incompatible » : les plantes possèdent un caractère tel qu’il ne peut y avoir de fécondation entre deux individus présentant le même trait. Ceci permet d’éviter non seulement l’autofécondation, mais aussi plus généralement l’endogamie. On étudiera un tel caractère dicté par un gène présent sous la forme de deux allèles  $A$  et  $a$ .

S’il y a codominance (les individus de génotype  $Aa$  ont les deux traits), alors la seule fécondation possible est  $AA$  avec  $aa$ , qui donne des individus  $Aa$ , qui sont infertiles. Il ne peut donc y avoir plus de deux générations (Billiard et Tran, 2012).

Le cas intéressant est donc celui où, par exemple,  $A$  est dominant. Ainsi les fécondations possibles (i.e. entre phénotypes différents) sont :  $AA$  avec  $aa$  qui donne  $Aa$ , et  $Aa$  avec  $aa$  qui donne  $Aa$  ou  $aa$ . On remarque que le génotype  $AA$  ne peut être produit et est donc voué à disparaître. On supposera donc

pour simplifier que dès le début, seuls les génotypes  $Aa$  et  $aa$  sont présents. La reproduction donne alors de façon équiprobable des individus  $Aa$  ou  $aa$ .

Ces allèles  $A$  et  $a$  peuvent sembler bien abstraits, mais il existe un exemple très simple et concret d'un tel mécanisme : le sexe. En effet, jusqu'à preuve du contraire, seuls un homme et une femme peuvent se reproduire, donc le génotype  $YY$  ne peut en théorie être produit : seuls persistent les génotypes  $XX$  et  $XY$ , dont l'union donne de façon équiprobable un garçon ou une fille.

Ce mémoire est basé sur l'article [0] de Pauline Lafitte-Godillon, Kilian Raschel et Viet Chi-Tran intitulé *Extinction probabilities for a distylous plant population modeled by an inhomogeneous random walk on the positive quadrant*, publié en 2013, et dont nous suivons la démarche globale. Après avoir présenté le décor mathématique du problème, nous nous intéresserons dans un premier temps à une méthode d'encadrement asymptotique de l'inconnue, pour ensuite étudier la résolution analytique exacte, puis la production de simulations numériques, avant de terminer sur une conclusion rappelant les principales implications biologiques des résultats présentés.

## 1.2 Cadre mathématique

On suppose que les temps auxquels un individu donné est fécondé suivent un processus de Poisson d'intensité  $r > 0$ , chaque descendant étant  $Aa$  ou  $aa$  avec probabilités  $1/2$ . La mort d'un individu donné est supposée suivre une loi exponentielle de paramètre  $d > 0$ .

On note  $X_t$  et  $Y_t$  les nombres d'individus de génotypes respectifs  $Aa$  et  $aa$  au temps  $t \geq 0$ . Le processus  $(X_t, Y_t)_{t \in \mathbb{R}}$  est une chaîne de Markov à temps continu sur  $\mathbb{N}^2$ .

En notant  $t_n$ ,  $n \in \mathbb{N}$  les temps de saut (aléatoires) du processus, on obtient une chaîne de Markov à temps discret  $(X_{t_n}, Y_{t_n})_{n \in \mathbb{N}}$ , que l'on note par abus  $(X_t, Y_t)_{t \in \mathbb{N}}$ .

Cherchons donc quelles sont les probabilités de transition de cette nouvelle chaîne de Markov. Pour cela, utilisons :

**Proposition 1.** *Soient  $(T_1, \dots, T_N)$  des variables aléatoires indépendantes suivant des lois exponentielles de paramètres respectifs  $\alpha_k$ ,  $k = 1, \dots, N$ . Alors pour tout  $1 \leq k \leq N$ , on a*

$$\mathbb{P}[\forall j \neq k, T_k < T_j] = \frac{\alpha_k}{\sum_{j=1}^N \alpha_j}.$$

*Démonstration.* On utilise le théorème de Fubini, les variables étant indépen-

dantes :

$$\begin{aligned}
\mathbb{P}[\forall j \neq k, T_k < T_j] &= \int_{(\mathbb{R}_+)^N} \mathbf{1}_{\forall j \neq k, T_k < T_j} d(P_{T_1}, \dots, P_{T_n}) \\
&= \int_{(\mathbb{R}_+)^N} \mathbf{1}_{\forall j \neq k, T_k < T_j} dP_{T_1} \otimes \dots \otimes dP_{T_N} \\
&= \int_{\mathbb{R}_+} dP_{T_k}(\tau_0) \prod_{j \neq k} \int_{\mathbb{R}_+} \mathbf{1}_{T_j > \tau_0} dP_{T_j} \\
&= \int_{\mathbb{R}_+} \alpha_k e^{-\alpha_k \tau_0} d\tau_0 e^{-\sum_{j \neq k} \alpha_j \tau_0} \\
&= \frac{\alpha_k}{\sum_{j=1}^N \alpha_j}.
\end{aligned}$$

□

Les paramètres des variables de la marche continue se traduisent donc ainsi pour la marche à temps discret :

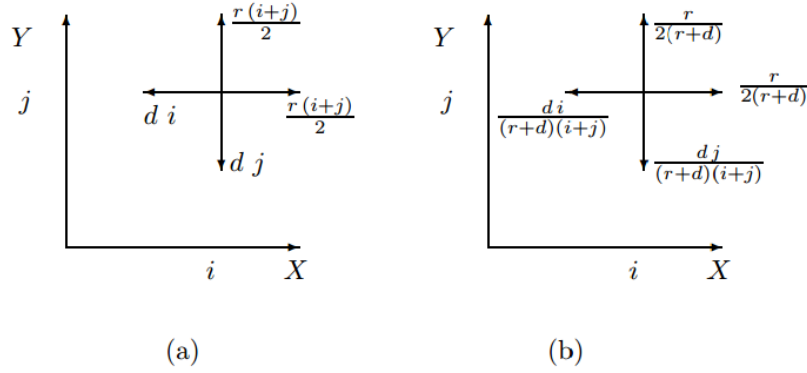


FIGURE 1 – Les taux de transition de la chaîne de Markov à temps continu (a), et leur traduction en probabilités de transition pour la chaîne à temps discret (b)

Notre objectif est d'évaluer les probabilités d'extinctions  $p_{i,j} = \mathbb{P}_{i,j}[\tau_0 < \infty]$ , où  $\tau_0 = \inf \{t \in \mathbb{N}, X_t = 0 \text{ ou } Y_t = 0\}$  (le phénomène d'extinction est le même que l'on regarde la chaîne de Markov à temps continu ou discret, d'où cette simplification). Le point intéressant (et aussi la difficulté du problème) est l'inhomogénéité de la marche aléatoire : les probabilités de transition dépendent du point considéré.

Si  $r \leq d$ , on peut montrer que la population s'éteint en temps fini presque sûrement : nous considérerons donc le cas intéressant  $r > d$ , ce qui sera supposé dans toute la suite de ce mémoire.

### 1.3 Un problème de Dirichlet

**Proposition 2.** *Les probabilités d'extinction  $(p_{i,j})_{i,j \geq 1}$  sont solution du problème de Dirichlet*

$$q_{i,j} = \frac{di}{(r+d)(i+j)} q_{i-1,j} + \frac{dj}{(r+d)(i+j)} q_{i,j-1} + \frac{r}{2(r+d)} q_{i,j+1} + \frac{r}{2(r+d)} q_{i+1,j} \quad (1)$$

avec conditions aux bords :

$$\begin{cases} \forall i \in \mathbb{N}, q_{i,0} = 1 \\ \forall j \in \mathbb{N}, q_{0,j} = 1 \end{cases} \quad (2)$$

Il n'y a pas a priori unicité de la solution, mais les  $(p_{i,j})_{i,j \geq 1}$  sont la plus petite solution du problème.

Si les  $(p_{i,1})_{i \geq 1}$  sont données, alors il y a unicité des  $(p_{i,j})_{i,j \geq 1}$ .

*Démonstration.* L'équation (1) est une conséquence de la propriété de Markov appliquée au temps 1, et les conditions (2) sont clairement vérifiées par les  $(p_{i,j})_{i,j \geq 1}$ .

Soit  $f$  une autre solution du problème, on pose  $M_t = f(X_t, Y_t)$ , avec  $(X_t, Y_t)_{t \in \mathbb{N}}$  la marche aléatoire inhomogène de notre problème, partant de  $(i, j)$  fixé. On va montrer que le fait que  $f$  est solution revient à dire que  $(M_t)_{t \in \mathbb{N}}$  est une martingale. On aura ainsi par le lemme de Fatou une relation entre la valeur de départ  $f(i, j)$  et la probabilité d'extinction  $p_{i,j}$ .

On notera  $K$  le noyau de transition de la chaîne :

$$\begin{aligned} Kf(i, j) &= \frac{r}{2(r+d)} (f(i+1, j) + f(i, j+1)) + \frac{di}{(r+d)(i+j)} f(i-1, j) \\ &\quad + \frac{dj}{(r+d)(i+j)} f(i, j-1) \end{aligned}$$

Considérons la filtration  $(\mathcal{F}_t)_{t \in \mathbb{N}}$  du processus  $(X_t, Y_t)_{t \in \mathbb{N}}$ , et  $\tau_0$  l'instant d'extinction défini plus haut, qui est bien un temps d'arrêt pour cette filtration. On calcule donc l'espérance conditionnelle de  $M_{t+1}$  en distinguant le cas où la marche était déjà absorbée.

$$\begin{aligned} \mathbb{E}[M_{t+1} | \mathcal{F}_t] &= \mathbb{E}[M_{t+1} \mathbf{1}_{t \geq \tau_0} + M_{t+1} \mathbf{1}_{t < \tau_0} | \mathcal{F}_t] \\ &= \mathbb{E}[M_{t+1} \mathbf{1}_{t \geq \tau_0} | \mathcal{F}_t] + \mathbb{E}[M_{t+1} \mathbf{1}_{t < \tau_0} | \mathcal{F}_t] \end{aligned}$$

On utilise pour le premier terme que la marche n'a pas bougé entre  $t$  et  $t+1$ . Comme dans l'autre cas la marche s'est déplacée, en distinguant selon le dernier pas on a :

$$\mathbb{E}[M_{t+1} \mathbf{1}_{t < \tau_0} | \mathcal{F}_t] = \mathbb{E}[Kf(X_t, Y_t) \mathbf{1}_{t < \tau_0} | \mathcal{F}_t] = Kf(X_t, Y_t) \mathbf{1}_{t < \tau_0}$$

car cette variable est bien  $\mathcal{F}_t$ -mesurable. Ainsi :

$$\mathbb{E}[M_{t+1} | \mathcal{F}_t] = M_t \mathbb{1}_{t \geq \tau_0} + Kf(X_t, Y_t) \mathbb{1}_{t < \tau_0}$$

En utilisant cette fois que  $f$  est solution du problème, on a  $Kf = f$ , donc

$$\begin{aligned} \mathbb{E}[M_{t+1} | \mathcal{F}_t] &= M_t \mathbb{1}_{t \geq \tau_0} + M_t \mathbb{1}_{t < \tau_0} \\ &= M_t. \end{aligned}$$

Ainsi  $(M_t)_{t \in \mathbb{N}}$  est bien une martingale, et

$$\forall t \in \mathbb{N}, f(i, j) = \mathbb{E}[M_0] = \mathbb{E}[M_t] \text{ donc}$$

$$f(i, j) = \lim_{t \rightarrow \infty} \mathbb{E}[M_t] \geq \liminf_{t \rightarrow \infty} \mathbb{E}[M_t \mathbb{1}_{\tau_0 < \infty}]$$

Or, par positivité de  $f$ , on peut utiliser le lemme de Fatou :

$$f(i, j) \geq \mathbb{E} \left[ \liminf_{t \rightarrow \infty} M_t \mathbb{1}_{\tau_0 < \infty} \right]$$

Comme  $f(i, j) = 1$  si  $i = 0$  ou  $j = 0$ , et par définition de  $\tau_0$ ,

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} M_t \mathbb{1}_{\tau_0 < \infty} = \mathbb{1}_{\tau_0 < \infty}$$

Finalement  $f(i, j) \geq \mathbb{E}[\mathbb{1}_{\tau_0 < \infty}] = p_{i,j}$  et ceci pour tout couple  $(i, j)$ .

Il ne reste plus qu'à montrer que toutes les  $p_{i,j}$  sont entièrement déterminées par les valeurs des  $p_{i,1}$ . Connaissant ces dernières, on en déduit le reste par récurrence en montant ligne à ligne. En effet à chaque étape, on connaît exactement les deux lignes qui précèdent et une simple réécriture nous donne :

$$p_{i,j+1} = \frac{2(r+d)}{r} p_{i,j} - p_{i+1,j} - \frac{2di}{r(i+j)} p_{i-1,j} - \frac{2dj}{r(i+j)} p_{i,j-1}.$$

□

## 2 Estimations asymptotiques des probabilités d'extinction

L'objectif de cette partie est de donner une estimation du comportement des  $p_{1,j}$  pour  $j \rightarrow \infty$ . On s'en servira par la suite pour déterminer une estimation du reste des probabilités.

## 2.1 Résultat et idée de la preuve

**Proposition 3.** *Quand  $j \rightarrow \infty$ , nous avons*

$$p_{1,j} = \frac{2d}{rj} + O\left(\frac{\ln(j)}{j^2}\right). \quad (3)$$

La démonstration de l'article étant particulièrement rapide, nous avons cherché à retrouver les encadrements par nos propres moyens en reprenant les mêmes idées. Nous admettons cependant le résultat suivant :

**Proposition 4.** *Nous avons l'encadrement*

$$\left(\frac{d}{r}\right)^{i+j} \leq p_{i,j} \leq \left(\frac{d}{r}\right)^i + \left(\frac{d}{r}\right)^j - \left(\frac{d}{r}\right)^{i+j},$$

ou plus grossièrement

$$p_{i,j} \leq 2 \left(\frac{d}{r}\right)^{\min(i,j)}. \quad (4)$$

Ce résultat est loin d'être immédiat et requiert des couplages assez fins.

Lors de la démonstration, nous aurons recours à deux fonctions  $f$  et  $g$ , spécifiées au cours de la preuve, qui serviront à faire émerger les trajectoires les plus probables menant à l'extinction. Se reporter trois paragraphes plus bas pour plus de détail.

Tentons d'expliquer comment on arrive à ce résultat : considérons un chemin partant de  $(1, j_0)$  qui arrive sur l'axe absorbant, et translatons-le pour le faire partir de  $(1, j)$ , avec  $j > j_0$  très grand. Si on regarde maintenant sa probabilité  $p$ , on voit que le nombre  $N$  de pas vers la gauche est relié au comportement de  $p$  pour  $j$  grand par la relation  $p = O(j^{-N})$ . Le résultat consiste donc à prouver d'une part que le terme dominant de  $p_{1,j}$  vient des chemins qui ne vont pas vers la droite, et que les autres chemins sont négligeables au premier ordre.

Comme on ne peut pas gérer la complexité du calcul direct, on cherche à se ramener à une marche en dimension 1, donc à projeter les chemins sur l'axe des ordonnées. Il faut cependant bien voir que pour  $j$  grand, les chemins vers l'axe peuvent être particulièrement dispersés à gauche et à droite, ce qui a évidemment un effet sur les probabilités de transition. Il faut donc se limiter à des chemins pas trop dispersés pour avoir un encadrement des probabilités de transition puis de leur probabilité par couplage (nous y reviendrons plus en détails), mais en même temps suffisamment pour contenir l'essentiel de l'information. Pour des facilités de calcul, on choisit comme critère la longueur du chemin, seul ceux en dessous d'un certain seuil (la fonction  $f$ ) sont couplés.

Pour négliger le reste, on le sépare en deux parties selon la valeur de  $X$  au seuil  $f$ . Si celle-ci est grande (seuil  $g$ ), on peut utiliser la majoration mentionnée ci-dessus pour montrer qu'il est très peu probable de s'éteindre après être arrivé aussi loin de l'axe (ce qui arrive après  $f$  est rare). Si au contraire elle est petite,

cela veut dire en quelque sorte qu'elle a résisté à la forte dérive qui l'écarte de l'axe sans "se mettre à l'abri" dans l'état absorbant (ce qui arrive avant  $f$  est rare). Un couplage avec une marche sans état absorbant permet alors d'avoir une bonne majoration.

Ce sont en fait ces majorations du reste qui imposent le comportement de  $f$  et de  $g$  pour la majoration des  $p_{1,j}$ , tandis que pour la minoration, le seuil  $f$  assure que les chemins considérés contiennent bien l'essentiel du comportement. Dans les deux cas, un comportement en  $\ln(j)$  émerge, qui implique une imprécision à l'ordre  $\frac{\ln(j)}{j^2}$ .

## 2.2 Négligeabilité au-delà du seuil $f$

Avec  $\tau_0$  l'instant d'absorption de la marche, on cherche ici à déterminer  $f$  tel que

$$\mathbb{P}_{1,j}(f(j) < \tau_0 < \infty) = O\left(\frac{1}{j^2}\right)$$

On distingue les coordonnées de la marche après  $f$  pas, et on introduit  $g$ . Ce seuil d'éloignement va permettre de distinguer les raisons pour lesquelles chaque partie est négligeable.

$$\begin{aligned} & \mathbb{P}_{1,j}(f(j) < \tau_0 < \infty) \\ &= \sum_{k,l \geq 1} \mathbb{P}_{1,j}(f(j) < \tau_0 < \infty \mid (X_{f(j)}, Y_{f(j)}) = (k, l)) \mathbb{P}_{1,j}((X_{f(j)}, Y_{f(j)}) = (k, l)) \\ &= \sum_{k,l \geq 1} p_{k,l} \mathbb{P}_{1,j}((X_{f(j)}, Y_{f(j)}) = (k, l)) \\ &= \sum_{k,l > g(j)} p_{k,l} \mathbb{P}_{1,j}((X_{f(j)}, Y_{f(j)}) = (k, l)) \\ &+ \sum_{\substack{1 \leq k \leq g(j) \\ 1 \leq l \leq g(j)}} p_{k,l} \mathbb{P}_{1,j}((X_{f(j)}, Y_{f(j)}) = (k, l)) \end{aligned}$$

Par l'inégalité (4), on majore le premier terme par

$$\sum_{k,l > g(j)} p_{k,l} \mathbb{P}_{1,j}((X_{f(j)}, Y_{f(j)}) = (k, l)) \leq 2 \left(\frac{d}{r}\right)^{g(j)}$$

Si  $g(j) := \left\lfloor \frac{2 \ln(j)}{\ln(r/d)} \right\rfloor$ , alors le terme ci-dessus est bien un  $O\left(\frac{1}{j^2}\right)$ .

Pour le second terme, comme on va choisir  $g$  et  $f$  de l'ordre de  $\ln(j)$ , on peut supposer sans restriction que l'on considère  $j$  assez grand pour que  $j -$

$f(j) > g(j)$ . Dans ce cas, comme la marche ne peut pas passer en  $f(j)$  étapes de l'ordonnée  $j$  à une ordonnée plus petite que  $g(j)$ , la somme se fait sur les  $l \geq g(j)$  donc les  $1 \leq k \leq g(j)$ . On majore alors simplement les  $p_{k,l}$  par 1 pour obtenir

$$\sum_{\substack{1 \leq k \leq g(j) \\ 1 \leq l \leq g(j)}} p_{k,l} \mathbb{P}_{1,j}((X_{f(j)}, Y_{f(j)}) = (k, l)) \leq \sum_{\substack{1 \leq k \leq g(j) \\ l \geq g(j)}} \mathbb{P}_{1,j}((X_{f(j)}, Y_{f(j)}) = (k, l))$$

(5)

$$\leq \mathbb{P}_{1,j}(1 \leq X_{f(j)} \leq g(j)). \quad (6)$$

On introduit alors une marche aléatoire  $Z$  sur  $\mathbb{Z}$ , homogène (justement non tuée en 0) partant de 1, de probabilités de transitions  $\mathbb{P}_k(Z_1 = k - 1) = Q_j$ ,  $\mathbb{P}_k(Z_1 = k + 1) = p$ ,  $\mathbb{P}_k(Z_1 = k) = R_j$ ,  $Q_j + p + R_j = 1$ ,

avec  $Q_j = \frac{d(1 + f(j))}{(r + d)(j - j(j))} \geq q_{l,k}$  pour toutes coordonnées  $(l, k)$  accessibles par la marche de départ entre les instants 0 et  $f(j)$  sans être absorbée, donc avec les inégalités  $1 \leq l \leq 1 + f(j)$  et  $k \geq j - f(j)$ , et  $p = \frac{r}{2(r + d)}$  la valeur usuelle.

Vu les inégalités entre les probabilités de transitions, cette chaîne et la chaîne initiale peuvent être couplées de sorte que  $Z$  fait au moins un pas vers la gauche à chaque fois que  $X$  en fait un, et les pas vers la droite ont lieu simultanément. Ainsi l'abscisse de la chaîne d'intérêt est toujours supérieure à  $Z$ , d'où :

$$\mathbb{P}_{1,j}(1 \leq X_{f(j)} \leq g(j)) \leq \mathbb{P}_{1,j}(Z_{f(j)} \leq g(j)).$$

Avec l'écriture :  $Z_l = 1 + \sum_{n=1}^l U_n$  (on décompose les pas), où les  $U_n$  sont des v.a. i.i.d., on majore cette dernière par l'inégalité de Markov :

$$\begin{aligned} \mathbb{P}_{1,j}(Z_{f(j)} \leq g(j)) &= \mathbb{P}_{1,j}(e^{-Z_{f(j)}} \geq e^{-g(j)}) \leq e^{g(j)} E(e^{-Z_{f(j)}}) \\ &\leq e^{g(j)} E(e^{-1 - \sum_{n=1}^{f(j)} U_n}) = e^{g(j)-1} \prod_{n=1}^{f(j)} E(e^{-U_n}) = e^{g(j)-1} E(e^{-U_1})^{f(j)}. \end{aligned}$$

Il s'agit donc de vérifier que  $E(e^{-U_1}) \leq C < 1$  au moins pour  $j$  assez grand, avec  $C$  indépendant de  $j$  si possible. Or,

$$E(e^{-U_1}) = R_j \cdot 1 + p \cdot e^{-1} + Q_j \cdot e = 1 - (1 - e^{-1})p + (e - 1)Q_j.$$

En outre, si on suppose :  $f(j) = O(\ln(j))$ , alors  $Q_j = O\left(\frac{\ln(j)}{j}\right)$  donc tend vers 0. On peut ainsi fixer un rang  $j_0$  tel que

$$\forall j \geq j_0, \quad E(e^{-U_1}) \leq C := 1 - \frac{1 - e^{-1}}{2}p < 1.$$



On obtient donc à partir de ce rang :

$$\mathbb{P}_{1,j}(1 \leq X_{f(j)} \leq g(j)) \leq \exp(g(j) - 1 + f(j) \ln(C)).$$

Pour  $f(j) := \left\lfloor \frac{2 \ln(j)}{-\ln(C)} \left(1 + \frac{1}{\ln(r/d)}\right) \right\rfloor \sim F \ln(j)$ , ce terme est bien un  $O\left(\frac{1}{j^2}\right)$ .

En conclusion, un  $f$  a l'ordre de  $\ln(j)$  permet donc bien d'assurer que

$$\begin{aligned} \mathbb{P}_{1,j}(f(j) < \tau_0 < \infty) &= \sum_{k,l > g(j)} p_{k,l} \mathbb{P}_{1,j}((X_{f(j)}, Y_{f(j)}) = k, l) \\ &+ \sum_{\substack{1 \leq k \leq g(j) \\ 1 \leq l \leq g(j)}} p_{k,l} \mathbb{P}_{1,j}((X_{f(j)}, Y_{f(j)}) = k, l) = O\left(\frac{1}{j^2}\right) \end{aligned}$$

par définition de  $g$  pour le premier terme, et par celle de  $f$  pour le second.

### 2.3 Majoration des termes d'ordre supérieur à 2

La fonction  $f$  étant donnée par l'étude précédente, il s'agit de vérifier que la probabilité d'absorption avant  $f$  telle que la marche a fait au moins un pas dans la direction opposée, événement que l'on notera  $B$ , est un  $O\left(\frac{1}{j^2}\right)$ .

Considérons une telle trajectoire. Distinguons tout d'abord le nombre total de pas vers la droite (paramètre  $k$ , probabilité  $p$ ). Comme la marche atteint forcément l'axe des ordonnées (et non celui des abscisses car  $j > f(j)$ ), elle fait donc  $k + 1$  pas vers la gauche, dont les deux derniers de 2 à 1 puis de 1 à 0. On majore (assez grossièrement) les probabilités associées par  $q^{j+,f(j)}$ , sauf les deux premières, par  $q^{j+,2}$ , où

$$q^{j+,k} := \frac{dk}{(r+d)(k+j-f(j))}.$$

On utilise alors que les coordonnées  $(m, n)$  d'un point de la trajectoire vérifient :  $m \leq k + 1 \leq f(j)$  par définition de  $k$  et  $n \geq j - f(j)$ , donc que  $q_{m,n} \leq q^{j+,f(j)}$ .

Pour le calcul de la majoration, on relâche trois contraintes sur cette trajectoire : d'un côté, on n'impose plus que le nombre de pas vers la droite est plus grand que vers la gauche tout au long de la trajectoire, on majore donc le terme combinatoire associé  $C_k$  par  $\binom{2k}{k}$  (on connaît en fait le premier et les deux derniers de ces pas, ce qui donne en fait  $\binom{2k-2}{k}$ ); de l'autre, on libère les durées des  $2k$  oscillations verticales, ce qui revient juste à imposer que la marche se fait absorber après au plus  $k$  pas vers la droite, et on majore toutes les probabilités de mouvement vertical par  $1 - p$ ; enfin, on ne suppose plus rien sur  $k$  (l'intérêt de borner  $k$  intervenant surtout pour la majoration des  $q_{m,n}$ ). Formellement :

$$\begin{aligned}
\mathbb{P}_{1,j}(B) &\leq \sum_{k=1}^{f(j)} C_k (q^{j+2})^2 (q^{j+f(j)})^{k-1} p^k \\
&\times \sum_{\substack{(m_t) \\ 2k+1+\sum_{t=1}^{2k} m_t \leq f(j)}} (1-p)^{\sum_{t=1}^{2k} m_t} \text{ (majoration des probabilités)} \\
&\leq \sum_{k=1}^{f(j)} \binom{2k}{k} (q^{j+2})^2 (q^{j+f(j)})^{k-1} p^k \left( \sum_{m \geq 0} (1-p)^m \right)^{2k} \text{ (étapes 1 et 2)} \\
&\leq (q^{j+2})^2 \sum_{k \geq 1} \binom{2k}{k} (q^{j+f(j)})^{k-1} p^k \left( \sum_{m \geq 0} (1-p)^m \right)^{2k} \text{ (étape 3)}.
\end{aligned}$$

On utilise alors  $\sum_{m \geq 0} (1-p)^m = p^{-1}$ , d'où :

$$\mathbb{P}_{1,j}(B) \leq (q^{j+2})^2 \sum_{k \geq 1} \binom{2k}{k} (q^{j+f(j)})^{k-1} p^{-k}.$$

Or avec  $f(j) = O(\ln(j))$ , on a  $(q^{j+,2})^2 = O\left(\frac{1}{j^2}\right)$ ,

et  $q^{j+,f(j)} = O\left(\frac{\ln(j)}{j}\right)$  tend vers 0.

De plus par les formules de Stirling  $\binom{2k}{k} = O(3^k)$ . Ainsi pour  $q^{j+,f(j)} < \frac{1}{4p}$  :

$$\sum_{k \geq 1} \binom{2k}{k} (q^{j+,f(j)})^{k-1} p^{-k} \leq \frac{1}{p} \sum_{k \geq 1} \binom{2k}{k} \frac{1}{4^k} < \infty.$$

On a donc bien montré que  $\mathbb{P}_{1,j}(B) = O\left(\frac{1}{j^2}\right)$ .

## 2.4 Le terme dominant

Il s'agit finalement d'estimer la probabilité d'absorption avant  $f$ , sans éloignement de l'axe, événement que l'on notera  $A$ .

Pour la majoration, on peut tout simplement majorer les probabilités de transitions verticales par  $1-p$ , celle vers la gauche par  $q^{j+,1}$ , puis relâcher la

condition d'absorption en temps fini. Ainsi :

$$\begin{aligned}
\mathbb{P}_{1,j}(A) &\leq \sum_{k \geq 0} (1-p)^k \cdot q^{j+1} = \frac{q^{j+1}}{p} \\
&= \frac{d}{(r+d)(1+j-f(j))} \frac{2(r+d)}{r} \\
&= \frac{2d}{rj} \left(1 - \frac{f(j)}{j} + \frac{1}{j}\right)^{-1} \\
&= \frac{2d}{rj} + O\left(\frac{1}{j^2}\right)
\end{aligned}$$

Pour la minoration, on n'a en fait pas besoin des majorations précédentes, même si celles-ci justifient la simplification conséquente du problème, et on peut donc considérer une autre valeur de  $f$ . Il est ici intéressant d'utiliser un couplage. On introduit une chaîne de Markov  $Z_j$  sur  $\mathbb{N}$  partant de 1, absorbée en 0, de transition :

$$\begin{aligned}
\forall k \geq 1, \mathbb{P}(Z_{l+1} = k-1 \mid Z_l = k) &= \frac{d}{(r+d)(1+j+f(j))} =: q^{(j-)} \\
P(Z_{l+1} = k \mid Z_l = k) &= r^{(j-)} \\
\text{et } P(Z_{l+1} = k+1 \mid Z_l = k) &= p \text{ tel que } p + r^{(j-)} + q^{(j-)} = 1
\end{aligned}$$

où on impose à cette marche d'aller à droite comme  $X$ , et d'aller à gauche au moins toutes les fois que  $X$  le fait. Ainsi, cette marche est nécessairement éteinte lorsque celle de base l'est.

$$\mathbb{P}_{1,j}(\tau_0 < \infty) \geq \sum_{k=0}^{f(j)-1} q^{(j-)} (r^{(j-)})^k = \frac{q^{(j-)}}{1-r^{(j-)}} (1 - (r^{(j-)})^{f(j)})$$

Le premier facteur est semblable à  $\frac{2d}{rj}$  à un  $O\left(\frac{\ln(j)}{j^2}\right)$ . On doit donc fixer  $f$  tel que  $(r^{(j-)})^{f(j)} = O\left(\frac{\ln(j)}{j}\right)$ . Comme ce  $r$  est plus petit que  $1-p$ , on va même imposer  $(1-p)^{f(j)} = O\left(\frac{1}{j}\right)$  en posant par exemple :

$$f(j) = \left\lfloor \frac{\ln(j)}{-\ln(1-p)} \right\rfloor$$

On obtient donc bien :

$$\mathbb{P}_{1,j}(\tau_0 < \infty) \geq \frac{2d}{rj} + O\left(\frac{\ln(j)}{j^2}\right).$$

Quand on regroupe toutes les majorations et la minoration, on obtient :

$$\begin{aligned} \frac{2d}{rj} + O\left(\frac{\ln(j)}{j^2}\right) &\leq p_{1,j} \leq \mathbb{P}_{1,j}(A) + \mathbb{P}_{1,j}(B) + \mathbb{P}_{1,j}(f(j) < \tau_0 < \infty) \\ &= \frac{2d}{rj} + O\left(\frac{\ln(j)}{j^2}\right) \end{aligned}$$

Ce qui est bien équivalent à

$$p_{1,j} = \frac{2d}{rj} + O\left(\frac{\ln(j)}{j^2}\right)$$

## 2.5 Remarques

On doit pouvoir étendre la portée de ce résultat pour le comportement limite de  $p_{i,j}$  avec  $i$  fixé quand  $j$  tend vers l'infini. Seuls les trajets qui ne font aucun pas vers la droite contribuent au terme dominant et

$$p_{i,j} = i! \left(\frac{2d}{rj}\right)^i + O\left(\frac{\ln(j)}{j^{i+1}}\right).$$

D'un point de vue pratique, vu la taille des populations considérées,  $\ln(j)$  n'est pas énorme (pas plus de quelques dizaines), et une estimation à l'ordre  $\frac{\ln(j)}{j^2}$  est très proche d'une estimation à l'ordre  $\frac{1}{j^2}$ .

## 3 Fonction de Green et méthode des caractéristiques

Jusqu'ici les méthodes probabilistes ne nous ont fourni que des estimations sur les probabilités  $(p_{i,j})_{i,j \geq 1}$ , mais aucune expression explicite. En considérant la fonction génératrice  $P(x, y) = \sum_{i,j \geq 1} p_{i,j} x^i y^j$ , qui est bien définie au moins sur  $[0, 1]^2$  et en lui appliquant des techniques d'analyse, le but de cette partie est d'obtenir une expression plus explicite pour ces probabilités d'extinction. Mais la partie précédente ne perd pas pour autant son intérêt : les formules sur la fonction  $P$  étant peu utilisables en pratique, les estimations obtenues sur les  $(p_{1,j})_{j \geq 1}$  se montreront utiles pour les simulations numériques. De plus, dans cette partie on suppose en quelque sorte que les  $(p_{1,j})_{j \geq 1}$  sont déjà connues puisque l'expression de  $P(x, y)$  que l'on trouve à la fin est fonction de ces probabilités.

### 3.1 L'équation fonctionnelle

L'idée est de passer d'un problème de Dirichlet discret sur  $\mathbb{N}^2$  à une EDP sur  $(\mathbb{R}_+)^2$ , avec conditions aux limites sur  $\mathbb{R}_+ \times \{0\} \cup \{0\} \times \mathbb{R}_+$ . Pour cela, il nous faut traduire en une équation fonctionnelle l'équation (1) :

$$p_{i,j} = \frac{di}{(r+d)(i+j)} p_{i-1,j} + \frac{dj}{(r+d)(i+j)} p_{i,j-1} + \frac{r}{2(r+d)} p_{i,j+1} + \frac{r}{2(r+d)} p_{i+1,j}$$

On multiplie donc chaque membre par  $(r+d)(i+j)x^i y^j$ , et on somme sur  $i, j \geq 1$  (ce qui a un sens pour  $(x, y) \in [0, 1]^2$ ) :

$$\begin{aligned} (r+d) \sum_{i,j \geq 1} (i+j) p_{i,j} x^i y^j &= \\ & d \sum_{i,j \geq 1} i p_{i-1,j} x^i y^j + d \sum_{i,j \geq 1} j p_{i,j-1} x^i y^j \\ & + \frac{r}{2} \sum_{i,j \geq 1} (i+j) p_{i,j+1} x^i y^j + \frac{r}{2} \sum_{i,j \geq 1} (i+j) p_{i+1,j} x^i y^j \end{aligned}$$

On calcule alors chacun des termes de cette nouvelle équation :

$$(r+d) \sum_{i,j \geq 1} (i+j) p_{i,j} x^i y^j = (r+d) \left( x \frac{\partial P}{\partial x}(x, y) + y \frac{\partial P}{\partial y}(x, y) \right)$$

$$d \sum_{i,j \geq 1} i p_{i-1,j} x^i y^j = d \left( x^2 \frac{\partial P}{\partial x}(x, y) + xP(x, y) + \frac{xy}{1-y} \right)$$

$$d \sum_{i,j \geq 1} j p_{i,j-1} x^i y^j = d \left( y^2 \frac{\partial P}{\partial y}(x, y) + yP(x, y) + \frac{xy}{1-x} \right)$$

$$\frac{r}{2} \sum_{i,j \geq 1} (i+j) p_{i,j+1} x^i y^j = \frac{rx}{2y} \frac{\partial P}{\partial x}(x, y) + \frac{r}{2} \frac{\partial P}{\partial y}(x, y) - \frac{r}{2y} P(x, y) - \frac{rx}{2} \frac{\partial^2 P}{\partial x \partial y}(x, 0)$$

$$\frac{r}{2} \sum_{i,j \geq 1} (i+j) p_{i+1,j} x^i y^j = \frac{ry}{2x} \frac{\partial P}{\partial y}(x, y) + \frac{r}{2} \frac{\partial P}{\partial x}(x, y) - \frac{r}{2x} P(x, y) - \frac{ry}{2} \frac{\partial^2 P}{\partial x \partial y}(0, y)$$

En effectuant la somme il vient alors :

**Proposition 5.** *La fonction caractéristique satisfait (pour  $(x, y) \in [0, 1]^2$ ) :*

$$Q(x, y) \frac{\partial P}{\partial x}(x, y) + Q(y, x) \frac{\partial P}{\partial y}(x, y) + R(x, y) P(x, y) = h(x, y, P) \quad (7)$$

où l'on a :

$$Q(x, y) = (r+d)x - \frac{r}{2} - \frac{rx}{2y} - dx^2,$$

$$R(x, y) = \frac{r}{2x} + \frac{r}{2y} - dx - dy,$$

$$h(x, y, P) = -\frac{r}{2} \left( x \frac{\partial^2 P}{\partial x \partial y}(x, 0) + y \frac{\partial^2 P}{\partial y \partial x}(0, y) \right) + dxy \left( \frac{1}{1-x} + \frac{1}{1-y} \right).$$

On remarque que le second membre s'exprime en fonction des  $(p_{1,j})_{j \geq 1}$  et des  $(p_{i,1})_{i \geq 1}$  (qui sont égaux par symétrie). Comme expliqué plus haut à propos du problème de Dirichlet, on cherche à trouver les  $(p_{i,j})_{i,j \geq 1}$  connaissant ces  $(p_{1,j})_{j \geq 1}$ , d'où la position de ceux-ci dans le second membre de l'équation. En fait le passage du problème de Dirichlet discret à l'équation aux dérivées partielles (7) ci-dessus remplace une condition aux bords sur les  $(p_{1,j})_{j \geq 1}$  et  $(p_{i,1})_{i \geq 1}$  par une condition aux limites portant sur les  $\frac{\partial^2 P}{\partial x \partial y}(x, 0)$  et  $\frac{\partial^2 P}{\partial y \partial x}(0, y)$ . Et c'est peut-être parce que les  $p_{1,j}$  se traduisent par de l'information sur la fonction génératrice sur les bords du quadran que l'on utilise des courbes caractéristiques qui relient ces bords aux points de l'intérieur, afin de propager l'information vers les autres points.

Nous admettons le résultat suivant (l'existence étant prouvée dans la suite par la méthode des caractéristiques) :

**Proposition 6.** *Étant données les  $(p_{1,j})_{j \geq 1}$ , l'équation (7) admet une unique solution sur  $]0, 1[^2$ .*

### 3.2 Les courbes caractéristiques

Pour résoudre cette longue EDP nous allons utiliser la méthode des caractéristiques, qui consiste à chercher des lignes selon lesquelles l'équation serait plus simple : on cherche donc  $(x_s, y_s)_{s \in \mathbb{R}}$ , telle que  $P(x_s, y_s)$  suive une équation différentielle ordinaire. En remarquant que

$$\frac{d}{ds} P(x_s, y_s) = \frac{dx}{ds}(s) \frac{\partial P}{\partial x}(x_s, y_s) + \frac{dy}{ds}(s) \frac{\partial P}{\partial y}(x_s, y_s),$$

on a donc envie de considérer le système différentiel :

$$\begin{cases} \frac{dx}{ds}(s) = Q(x_s, y_s) \\ \frac{dy}{ds}(s) = Q(y_s, x_s) \end{cases} \quad (8)$$

Nous allons donc étudier la résolution de ce système, puis trouver la valeur de  $P$  le long des trajectoires des  $(x_s, y_s)_{s \in \mathbb{R}}$ .

**Proposition 7.** *Pour chaque condition initiale  $(x_0, y_0) \in (\mathbb{R}^*)^2$  avec  $x_0 \neq y_0$ , le système (8) admet une unique solution*

$$x_s = \frac{\lambda r e^{rs} + \mu d e^{ds}}{d(\lambda e^{rs} + \mu e^{ds} + 1)}, \quad y_s = \frac{\lambda r e^{rs} + \mu d e^{ds}}{d(\lambda e^{rs} + \mu e^{ds} - 1)},$$

où

$$\lambda = \frac{2dx_0y_0 - d(x_0 + y_0)}{(y_0 - x_0)(r - d)}, \quad \mu = \frac{-2dx_0y_0 + r(x_0 + y_0)}{(y_0 - x_0)(r - d)}.$$

*Démonstration.* L'existence et l'unicité découlent du théorème de Cauchy - Lipschitz,  $Q$  étant localement lipschitzienne en tout  $(x, y) \in (\mathbb{R}^*)^2$ . Pour obtenir les formules on pose  $u_s = \frac{y_s + x_s}{y_s - x_s}$  et on montre que  $u$  est solution d'une équation différentielle linéaire du second ordre  $\ddot{u}_s - (r+d)\dot{u}_s + rdu_s = 0$ , de racines  $r$  et  $s$ . On a donc  $u_s = \lambda e^{rs} + \mu e^{ds}$ , où  $\lambda$  et  $\mu$  sont déterminées à l'aide des conditions initiales. On en déduit enfin les expressions de  $x_s$  et  $y_s$  grâce à  $x_s = \frac{\dot{u}_s}{d(u_s+1)}$  et  $y_s = \frac{\dot{u}_s}{d(u_s-1)}$ .  $\square$

**Définition 1.** On pose  $s_0 = \frac{1}{r-d} \ln\left(-\frac{\mu d}{\lambda r}\right)$ , la racine du numérateur commun à  $x_s$  et  $y_s$ .

On note également  $s_{\pm}$  l'unique racine positive du dénominateur  $\lambda e^{rs} + \mu e^{ds} \pm 1$ .

Les jacobiens du système dynamique (8) et des études de fonctions montrent alors :

**Proposition 8.** Soient  $0 < x_0 < y_0 < 1$ . Les solutions stationnaires de (8) sont le point-col  $(1, 1)$  et le point attracteur  $(r/d, r/d)$ . On a  $0 < s_0 < s_- < s_+$ , et les variations de  $(x_s, y_s)_{s \in \mathbb{R}_+}$  sont les suivantes :

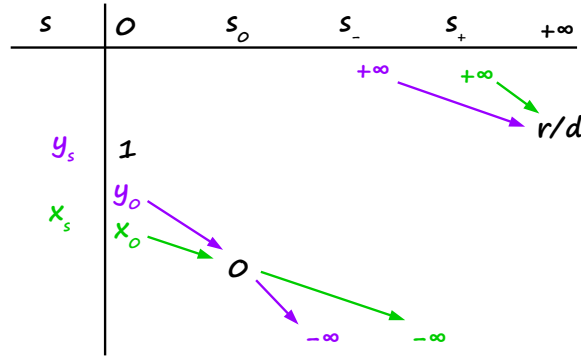


FIGURE 2 – Tableau de variations de  $x_s$  et  $y_s$  dans le cas  $0 < x_0 < y_0 < 1$

Si au contraire  $y_0 < x_0$ , la situation est symétrique.

On remarque que toutes les trajectoires issues d'un point de  $]0; 1[^2$  se croisent littéralement en  $(0, 0)$ , celles arrivant d'en-dessous de la bissectrice repartant au-dessus et vice-versa.

### 3.3 Utilisation des courbes caractéristiques

L'équation (8) a été choisie de façon à avoir :

**Proposition 9.** Si  $P$  est une solution de (7), et si  $(x_s, y_s)$  est solution de (8), alors la fonction  $g_s = P(x_s, y_s)$  vérifie :

$$\dot{g}_s + R(x_s, y_s)g_s = h(x_s, y_s, P) \quad (9)$$

On peut donc résoudre cette équation différentielle ordinaire, en interprétant  $h$  comme une donnée du problème. La solution de l'équation homogène est

$$g_s = P(x_0, y_0) \exp\left(-\int_0^s R(x_u, y_u) du\right).$$

Par la méthode de la variation de la constante, on trouve alors :

$$g_s = P(x_0, y_0) \exp\left(-\int_0^s R(x_u, y_u) du\right) + \int_0^s h(x_u, y_u, P) e^{-\int_u^s R(x_\alpha, y_\alpha) d\alpha} du.$$

La fonction génératrice  $P$  doit donc vérifier, pour tous  $x_0, y_0$  et  $s$ ,

$$P(x_s, y_s) = P(x_0, y_0) \exp\left(-\int_0^s R(x_u, y_u) du\right) + \int_0^s h(x_u, y_u, P) e^{-\int_u^s R(x_\alpha, y_\alpha) d\alpha} du.$$

Si l'on remplace maintenant  $P$  et  $h$  par leurs expressions, il vient :

$$\begin{aligned} \sum_{i,j \geq 1} p_{i,j} x_s^i y_s^j = & \\ & P(x_0, y_0) \exp\left(-\int_0^s R(x_u, y_u) du\right) \\ & - \frac{r}{2} \sum_{i \geq 1} p_{i,1} \int_0^s i(x_u)^i e^{-\int_u^s R(x_\alpha, y_\alpha) d\alpha} du \\ & - \frac{r}{2} \sum_{j \geq 1} p_{1,j} \int_0^s j(y_u^j) e^{-\int_u^s R(x_\alpha, y_\alpha) d\alpha} du \\ & + d \int_0^s x_u y_u \left(\frac{1}{1-x_u} + \frac{1}{1-y_u}\right) e^{-\int_u^s R(x_\alpha, y_\alpha) d\alpha} du. \quad (10) \end{aligned}$$

Nous allons maintenant utiliser cette formule pour obtenir une expression de  $P(x_0, y_0)$  quel que soit  $(x_0, y_0) \in ]0; 1[^2$ .

Concrètement, l'idée est la suivante : on a un point  $(x_0, y_0) \in ]0; 1[^2$  où l'on veut connaître la valeur de la fonction  $P$ . On se promène donc sur la courbe caractéristique passant par  $(x_0, y_0)$ . Celle-ci finit par arriver en  $(0, 0)$ , où l'on sait que  $P$  s'annule. Comme on connaît les variations de  $P$  le long de la courbe caractéristique, on peut donc obtenir  $P(x_0, y_0)$ .

Nous allons avoir besoin du lemme suivant, que nous admettrons :

**Lemme 1.** Soient  $i, j \in \mathbb{N}$ . Alors  $\lim_{u \rightarrow s_0} (x_u)^i (y_u)^j e^{\int_0^u R(x_\alpha, y_\alpha) d\alpha}$  est fini si  $i+j \geq 1$ , et est nul dès que  $i+j \geq 2$ .



Multiplions maintenant les deux membres de l'équation (10) par  $\exp\left(\int_0^s R(x_u, y_u) du\right)$ , et faisons tendre  $s$  vers  $s_0$ .

On obtient d'une part

$$\begin{aligned} P(x_s, y_s) \exp\left(\int_0^s R(x_u, y_u) du\right) \\ = \left( \sum_{i,j \geq 1} p_{i,j}(x_s)^{i-1}(y_s)^{j-1} \right) x_s y_s \exp\left(\int_0^s R(x_u, y_u) du\right) \rightarrow 0, \end{aligned}$$

selon le lemme et puisque  $\sum_{i,j \geq 1} p_{i,j}(x_s)^{i-1}(y_s)^{j-1}$  reste borné quand  $s \rightarrow s_0$ .

Et d'autre part, comme d'après le lemme,  $i(x_u)^i e^{\int_0^u R(x_\alpha, y_\alpha) d\alpha}$  est borné quand  $s \rightarrow s_0$ , on a

$$\int_0^s i(x_u)^i e^{\int_0^u R(x_\alpha, y_\alpha) d\alpha} du \rightarrow \int_0^{s_0} i(x_u)^i e^{\int_0^u R(x_\alpha, y_\alpha) d\alpha} du$$

qui a un sens d'après le lemme.

Tout étant ici positif, on a donc

$$\sum_{i \geq 1} p_{i,1} \int_0^s i(x_u)^i e^{\int_0^u R(x_\alpha, y_\alpha) d\alpha} du \rightarrow \sum_{i \geq 1} p_{i,1} \int_0^{s_0} i(x_u)^i e^{\int_0^u R(x_\alpha, y_\alpha) d\alpha} du.$$

On réserve le même traitement aux deux autres termes de (10), pour finalement obtenir :

**Proposition 10.** *Nous avons la formule "explicite" suivante pour  $P$  : quel que soit  $(x_0, y_0) \in ]0; 1]^2$ , avec  $s_0 > 0$  associé, nous avons :*

$$\begin{aligned} P(x_0, y_0) = & \\ & \frac{r}{2} \sum_{i \geq 1} p_{i,1} \int_0^{s_0} i(x_u)^i e^{\int_0^u R(x_\alpha, y_\alpha) d\alpha} du \\ & + \frac{r}{2} \sum_{j \geq 1} p_{1,j} \int_0^{s_0} j(y_u)^j e^{\int_0^u R(x_\alpha, y_\alpha) d\alpha} du \\ & - d \int_0^{s_0} x_u y_u \left( \frac{1}{1-x_u} + \frac{1}{1-y_u} \right) e^{\int_0^u R(x_\alpha, y_\alpha) d\alpha} du. \quad (11) \end{aligned}$$

## 4 Simulations numériques

Dans cette partie, nous allons expliciter les deux méthodes de l'article concernant les simulations numériques. Puis nous commenterons les résultats obtenus, notamment grâce à [1].

## 4.1 Méthode de Monte-Carlo

Cette méthode consiste tout simplement à "renouveler l'expérience" un grand nombre de fois, les transitions ayant lieu avec les probabilités correspondantes, grâce à des systèmes numériques. On obtient alors un estimateur de la probabilité d'extinction avec la proportion de telles marches absorbés après  $M$  tests. Néanmoins, comme le temps avant absorption est potentiellement infini, on définit un temps limite  $T$ , ce qui fait que l'on estime  $P_{i,j}(\tau_0 \leq T)$ . D'un point de vue statistique, on possède des intervalles de confiance à 95%, mais ceux-ci concernent la probabilité d'extinction avant  $T$ , et non  $p_{i,j}$  exactement. Il faut donc bien choisir  $T$  et  $M$  assez grand pour avoir assez de précision, et assez petits pour réduire le temps de calcul.

Il est dommage que les choix de  $M = 200$  et  $T = 5000$  pour  $i$  et  $j$  inférieurs à 50 n'aient pas du tout été justifiés. Nous avons cependant quelques indications utiles grâce à la partie 2 et aux résultats du [1]. En effet, nous savons que le terme dominant de  $p_{1,j}$  évolue comme  $\frac{2d}{rj}$ . Ainsi pour  $j = 50$ ,  $d/r$  proche de 1, ce terme doit donc représenter quelques pourcents. Mais sur cette ligne, ce terme est de loin le plus grand, et il est donc probable que pour  $i$  ou  $j$  proche de 50, les extinctions représentent au plus 2 parmi les 200 lancers, auquel cas les événements sont trop exceptionnels pour être représentatifs. De même, le résultat  $p_{i,j} \leq 2(d/r)^{\min(i,j)}$  donne une décroissance exponentielle de ces probabilités avec le minimum de  $i$  et  $j$ , particulièrement net si  $d$  et  $r$  ne sont pas trop proches. Pour étudier les probabilités de "l'intérieur" à ce niveau de précision, il faudrait donc avoir un  $M$  bien plus grand. Cette valeur est en revanche assez satisfaisante pour vérifier le comportement des  $p_{1,j}$  par exemple, ou avoir une idée de l'allure de la décroissance.

Concernant le temps, on peut là encore s'appuyer sur la deuxième partie, et notamment le seuil  $f$  introduit. Pour rappel, on a défini ce seuil de sorte que la probabilités d'extinction au-delà de ce temps est négligeable. Le fait qu'il évolue en logarithme de  $j$  indique que  $T$  peut évoluer très lentement à mesure que  $N$  est augmenté. Quand on regarde cette fois la constante devant le ln, on s'aperçoit que le rapport  $r/d$  a une forte influence. Lorsque  $r/d$  s'approche de 1, le terme en  $\frac{1}{\ln(r/d)}$  explose et  $f$  avec lui. On s'attend à ce qu'il en soit de même pour  $T$  plus généralement.

Pour le comprendre, rappelons que c'est la dérive générale vers la croissance qui restreint tout particulièrement le poids en probabilités des chemins les plus longs. Il apparaît donc que  $T$  doit être avant tout ajusté en fonction de  $r/d$ , l'avantage de croissance, plutôt que de  $N$ , la taille de la population. Ainsi la valeur  $T = 5000$  est sans doute un peu exagérée dans le cas  $r/d = 3/2$ , mais certainement pas dans le cas  $r = 2.002$  et  $d = 2$ . Dans ce dernier cas, il pourrait être utile de refaire d'autres estimations avec  $T$  plus grand en un point  $(i, j)$  pour vérifier que l'on est bien proche de  $p_{i,j}$ .

Vu les résultats du §2, on a vu que les chemins qui s'écartent des axes contribuent très peu aux probabilités d'absorption. Il serait donc peut-être intéressant pour estimer ces probabilités à proximité d'un axe de ne pas continuer les marches qui se sont écartées au moins trois ou quatre fois. On pourrait ainsi réduire le temps de calcul, d'autant que ce genre d'événement est fréquent.

Cette méthode semble particulièrement adaptée pour établir une estimation d'un  $p_{i,j}$  donné, ou de quelques-uns, et à ce titre peut permettre de confirmer des comportements asymptotiques. En effet, elle requiert un temps de calcul de l'ordre  $M \times T$ . Elle est en revanche coûteuse en calculs, et surtout redondante, lorsqu'il s'agit d'obtenir par exemple tous les  $p_{i,j}$  pour les  $i$  et  $j$  de 1 à  $N$ .

## 4.2 Méthode dite déterministe

L'idée consiste à tout simplement compiler la relation de Dirichlet pour les  $i$  et  $j$  de 1 à  $N$  en une relation matricielle à inverser. Dans cet espace, les vecteurs sont de taille  $N \times N$ . Ce sont en fait des matrices en  $i$  et  $j$ , comme  $P := (p_{i,j})_{1 \leq i,j \leq N}$ . La matrice  $T$ , de taille  $(N \times N) \times (N \times N)$ , est choisie pour que le produit avec  $P$  ne dépende plus des éléments de  $P$ , et soit le plus creux possible. Elle est particulièrement creuse :

si on prend une notation à 4 indices

$$T(i, j, k, l) = -1 \text{ si } k = i \text{ et } l = j$$

$$T(i, j, k, l) = p \text{ si } (k = i + 1 \text{ et } l = j) \text{ ou } (k = i \text{ et } l = j + 1)$$

$$T(i, j, k, l) = \frac{jd}{(r+d)(i+j)} \text{ si } k = i \text{ et } l = j - 1$$

$$T(i, j, k, l) = \frac{id}{(r+d)(i+j)} \text{ si } k = i - 1 \text{ et } l = j$$

$$T(i, j, k, l) = 0 \text{ sinon}$$

Vu sa forme, il est assez facile de vérifier que son déterminant vaut le produit des éléments de la diagonale principale  $k = i$  et  $l = j$ , et est donc non nul. La matrice est donc bien inversible.

Le produit obtenu est une matrice  $b$  nulle sauf sur son bord, pour  $i$  et  $j$  différents de 1 et de  $N$ . Pour  $i$  et  $j$  différents de  $N$ , son expression est connue explicitement : pour  $j = 1$ ,  $\frac{-d}{(r+d)(1+i)}$  et  $i = 1$  par symétrie. Pour  $i$  ou  $j$  égal à  $N$ , elle dépend des  $p_{i,N+1}$ , dont on doit donc fournir une estimation pour reverser la relation. Il semble que les auteurs ont utilisés l'expression  $p_{i,j} = i! \left(\frac{2d}{rj}\right)^i + O\left(\frac{\ln(j)}{j^{i+1}}\right)$  qui généralisait les résultats du §2.

Il est à noter que cette écriture matricielle est uniquement liée à l'équation de Dirichlet et à ces  $p_{i,N+1}$ . Ainsi, il existe une écriture similaire avec la solution constante égale à 1. Le rôle de ces approximations est donc primordial. Il peut

donc paraître surprenant d’obtenir des résultats corrects (si on se fie à la méthode de Monte-Carlo pour vérifier la validité), alors que l’expression précédente n’est vraiment valable qu’à proximité des axes. Cependant, si le rapport  $r/d$  est assez éloigné de 1 et que  $N$  est assez grand, on peut imaginer que pour  $i$  assez grand, la valeur de  $p_{i,N+1}$  et son estimation sont particulièrement faibles, et influent donc peu sur le résultat. Ne comptent alors vraiment que les termes avec  $i$  petit : ainsi l’expression utilisée est d’autant plus précise que ce qu’elle estime est important. Lorsque ces valeurs chutent assez mollement, comme dans le cas  $r = 2.002$  et  $d = 2$ , il convient de rester assez prudent vis-à-vis des résultats.

## 5 Conclusion

L’analyse d’un modèle présenté dans un contexte biologique nous a permis d’étudier l’évolution d’une marche aléatoire inhomogène sur le quart de plan supérieur, avec absorption aux bords. Tout d’abord, nous avons défini les propriétés du problème à partir de l’équation de Dirichlet, qui nous donne un lien entre les probabilités. Le rôle central des probabilités au bord pour la résolution est alors apparu clairement, et nous a donc amené à étudier leur comportement à l’aide de marches aléatoires. Nous avons ainsi pu les estimer à proximité d’un des axes, qui est le cas le plus favorable, car l’extinction est dirigée vers la disparition du phénotype minoritaire. On a ensuite pu déduire de l’équation de Dirichlet une équation fonctionnelle sur la fonction génératrice, qui a évidemment fait intervenir ces probabilités au bord. En les considérant comme des paramètres connus, on a pu simplifier le problème par la méthode des courbes caractéristiques. L’idée est de passer d’une évolution à deux dimensions à une évolution à une dimension en suivant une courbe particulière. L’équation résultante peut alors être résolue sans difficulté, et on obtient ainsi une expression précise de la fonction génératrice en fonction des valeurs au bord. Comme cette expression est néanmoins complexe et surtout comme nous ne connaissons pas précisément les termes de bord les plus proches de l’origine, deux approches numériques supplémentaires sont proposées : la méthode de Monte-Carlo, la plus classique, et une méthode « déterministe » qui consiste à inverser la relation de Dirichlet sur un grand domaine. Pour cette deuxième méthode, on compte sur le fait que notre précision est d’autant plus grande que la population est déséquilibrée, tandis que les termes associés à de grandes populations équilibrées doivent être négligeables.

Ce modèle est un cas de référence qui permettait à l’origine de bien mettre en valeur l’influence des types gamètes. Si la population est en effet trop faible, la quantité de pollen capable de féconder l’ovule devient trop faible pour assurer une fécondation à tous les coups. Un deuxième modèle, nommé dépendant de la fécondité, généralise donc le modèle de Wright que nous avons étudié, et c’est la confrontation de ces deux modèles qui était recherchée dans le [1].

Plus généralement, ce modèle devrait être utile pour quantifier ce qu’on ap-

pelle l'effet Allee, à savoir une corrélation positive entre le taux de reproduction et la densité de population. Cet effet comprend une large panoplie de phénomènes : bien sûr le manque déjà mentionné en pollen, qui est aussi lié à la présence de pollinisateurs, potentiellement favorisés par une forte population des plantes. Mais on peut aussi imaginer que chaque plant modifie l'environnement physico-chimique autour de lui, et peut ainsi favoriser ses congénères ; ce serait alors une coopération et non une compétition. Enfin, un effet génétique est aussi envisageable : la dépression endogamique. Lorsque la population est trop faible, les mutations délétères s'accumulent, ce qui diminue la fitness de la population considérée.

Bien qu'il soit encore délicat de quantifier cette contribution avec précision, on l'estime suffisamment importante pour contrebalancer l'effet négatif de l'autoincompatibilité. Elle est ainsi à l'origine de la disjonction entre « mâles » et « femelles », qui ne peuvent pas se reproduire entre eux. C'est exactement le sens de cette distinction entre les populations  $Aa$  et  $aa$ , à condition de ne pas voir d'inégalité entre les deux « genres » (à ne pas confondre avec la distinction entre pollen et pistil, qui est purement physiologique). La situation peut cependant s'avérer bien plus compliquée, car le modèle dystilique est loin d'être le seul : il peut y avoir plus d'une dizaine d'allèles différents, le tout étant qu'un ovule ne peut pas être fécondé par un pollen caractérisé par le même trait que lui.

En fait, le modèle dépendant de la fécondité n'est pas particulièrement spécifique des gamètes et couvre l'effet Allee dans son ensemble. On peut imaginer vérifier statistiquement que ce modèle « neutre », qui ne prend en compte que la stochasticité démographique, est improbable dans la nature, d'où l'intérêt d'avoir des résultats assez précis. Évidemment, dans cette approche, nous excluons la stochasticité démographique de la définition de l'effet Allee, ce qui n'est pas le cas de tous les biologistes. Contrairement à ce que nous appelons l'effet Allee, ce paramètre est en effet essentiellement probabiliste, et ne fait pas intervenir d'interactions liées au mode de vie ou à l'évolution.

## Courte bibliographie

- 0 P. Lafitte-Godillon, K. Raschel, V. Chi Tran, *Extinction probabilities for a distylous plant population modeled by an inhomogeneous random walk on the positive quadrant*, SIAM J. APPL. MATH. 2013 Society for Industrial and Applied Mathematics Vol. 73, No. 2, pp. 700–722
- 1 S. Aspandiarov, R. Iasnogorodski, and M. Menshikov, *Passage-time moments for non-negative stochastic processes and an application to reflected random walks in a quadrant*, Ann. Probab., 24 (1996), pp. 932–960.
- 2 S. Billiard and V. C. Tran, *A general stochastic model for sporophytic self-incompatibility*, J. Math. Biol., 64 (2012), pp. 163–210.