

# Modèles stochastiques pour l'évolution de populations

-

Directeurs de M2: Sylvie Méléard et Amandine Veber

Leman Hélène

3 octobre 2012

## Table des matières

<b>1</b>	<b>Modèles stochastiques</b>	<b>2</b>
1.1	Processus de naissances et de morts . . . . .	2
1.2	Explosion, extinction . . . . .	3
1.3	Un modèle individu-centré . . . . .	3
<b>2</b>	<b>Limite en grande population</b>	<b>5</b>
2.1	Renormalisation du processus . . . . .	5
2.2	Convergence vers le comportement moyen . . . . .	6
<b>3</b>	<b>Ajout d'une dimension spatiale</b>	<b>8</b>
	<b>Références</b>	<b>10</b>

## Introduction

Dans cette présentation, on décrit des modèles stochastiques qui servent à modéliser l'évolution phénotypique d'une population. On développe des modèles individus-centrés qui suivent donc l'évolution de chaque individu de la population. D'un point de vue écologique, on s'intéresse à certains effets qui peuvent jouer un rôle dans la détermination de la distribution phénotypique des espèces, comme par exemple : la compétition interspécifique, l'adaptation locale, la capacité de mutation. Plusieurs problématiques écologiques sont à l'origine de ces modèles : on cherche à identifier les paramètres intervenants dans l'extinction ou la survie d'une population, ou à étudier le phénomène de diversification, c'est-à-dire d'apparition d'espèces.

# 1 Modèles stochastiques

## 1.1 Processus de naissances et de morts

Dès 1925, Yule décrit un processus en lien avec la théorie de l'évolution : il étudie l'apparition de nouvelles espèces grâce aux mutations, il considère que le taux d'apparition est linéaire par rapport au nombre d'espèces déjà présentes.

Dans le cadre des chaînes de Markov à temps continu, on peut développer un modèle d'évolution de population à partir de ces idées, souvent appelé processus de naissances et de morts.

On se place dans le cadre d'une population asexuée isolée, c'est-à-dire qu'il n'y a pas d'immigration. La taille de la population est représentée par un processus de Markov de saut pur  $(N_t)_{t \geq 0} \in \mathbb{N}$ , de loi initiale  $\pi$ . Le processus évolue de la manière suivante : sachant que la taille de la population est  $i$  à l'instant  $t$ , il y a apparition d'un nouvel individu à taux  $\beta_i$  et mort d'un des  $i$  individus à taux  $\delta_i$ .

On fait l'hypothèse supplémentaire que  $\beta_0 = \delta_0 = 0$ , c'est-à-dire que, s'il n'y a plus d'individus, on ne peut plus avoir de naissance, ni de mort. Ceci signifie que le point 0 est un état absorbant : une fois l'état 0 atteint, on ne peut plus en sortir. On dit que la population est éteinte.

Concrètement, ce processus se construit de la manière suivante :

On pose  $N_0 = Y_0$ , où  $Y_0$  est une variable aléatoire de loi  $\pi$ .

Puis on définit une chaîne de Markov  $Y_k$  par récurrence pour tout  $k$ . Si  $Y_k = i$ , on tire

- $T_{k+1}^{i+1}$  une variable aléatoire de loi exponentielle de paramètre  $\beta_i$ , et
- $T_{k+1}^{i-1}$  une variable aléatoire de loi exponentielle de paramètre  $\delta_i$ .

Puis on pose

$$S_{k+1} = \inf\{T_{k+1}^{i+1}, T_{k+1}^{i-1}\},$$

puis

$$Y_{k+1} = \begin{cases} i & \text{si } S_{k+1} = \infty \\ i + 1 & \text{si } S_{k+1} = T_{k+1}^{i+1} \\ i - 1 & \text{si } S_{k+1} = T_{k+1}^{i-1}. \end{cases}$$

Le processus  $(N_t)_{t \geq 0}$  est alors défini de la manière suivante :

$$N_t = \begin{cases} Y_k & \text{si } S_1 + \dots + S_k \leq t < S_1 + \dots + S_k + S_{k+1} \\ \infty & \text{sinon.} \end{cases}$$

**Remarque 1** : Ce processus est un processus de Markov c'est-à-dire, si on arrête le processus à un instant  $t$  quelconque, la suite du processus dépend uniquement de la position en cet instant et est indépendante de tout ce qu'il s'est passé avant  $t$ .

**Remarque 2** : Dans ce modèle, tous les individus sont supposés identiques. Seul le nombre d'individus présents influe sur le temps d'attente avant le prochain événement, on ne tient pas compte des particularités des individus pré-

sents.

**Remarque 3** : Dans le cas où il n'y a que des naissances et qu'elles sont linéaires par rapport au nombre d'individus, c'est-à-dire  $\delta_i = 0$  et  $\beta_i = C \times i$  pour tout  $i$ , on parle de processus de Yule. Dans ce cas, on peut considérer que chaque individu se reproduit à taux  $C$ , ce qui équivaut bien au fait que la population passe de  $i$  à  $i + 1$  individus à taux  $C \times i$ .

## 1.2 Explosion, extinction

Afin d'étudier ce processus dans le cadre d'une population réelle, on se pose plusieurs questions. Tout d'abord, on veut savoir si le processus explose c'est-à-dire si le nombre d'individus devient infini en un temps fini presque sûrement. Cette première question nous sert à vérifier que notre modèle est bien posé. En effet, d'un point de vue naturel, on ne peut pas avoir un nombre infini d'individus à un certain instant fini.

Pour le processus de naissances et morts, le résultat suivant nous permet de vérifier s'il y a explosion ou non.

**Lemme 1.1.** *Le processus  $(N_t)_{t \geq 0}$  défini précédemment explose si, et seulement si*

$$\sum_{k=1}^{\infty} r_k < \infty, \text{ où } r_k = \left( \frac{1}{\beta_k} + \sum_{i=1}^{k-1} \frac{\delta_{i+1} \cdot \delta_k}{\beta_i \beta_{i+1} \cdot \beta_k} + \frac{\delta_{1..} \cdot \delta_k}{\beta_{1..} \cdot \beta_k} \right).$$

**Remarque** : En particulier, si  $\beta_i \leq C \times i$ , alors le processus n'explose pas car  $r_k \geq 1/(Ck)$  et la série harmonique diverge.

Une fois le modèle bien posé, on veut étudier ses propriétés. Par exemple, on cherche à savoir si le processus s'éteint, c'est-à-dire s'il atteint l'état absorbant 0 en temps fini.

A nouveau un lemme nous permet de conclure en fonction des paramètres du modèle :

**Lemme 1.2.** *Il y a extinction du processus  $(N_t)_{t \geq 0}$  si, et seulement si*

$$\sum_{i=1}^{\infty} \frac{\delta_{1..} \cdot \delta_i}{\beta_{1..} \cdot \beta_i} = +\infty.$$

## 1.3 Un modèle individu-centré

On décrit maintenant un modèle de type individu-centré qui peut être vu comme une extension du modèle précédent mais on tiendra compte maintenant des caractéristiques de chaque individu. Les modèles de ce type ont d'abord été introduits par Bolker-Pacala [1] et Dieckmann-Law [7] dans des articles d'écologie.

Le modèle présenté ici est détaillé, par exemple, dans l'article de Champagnat et al. [3].

Comme précédemment, on suppose que nous avons une population asexuée et isolée. Chaque individu est caractérisé par un trait phénotypique. L'espace des traits est noté  $\mathcal{U}$ , et on suppose que c'est un espace fermé de  $\mathbb{R}^d$ , où  $d \geq 1$ . A nouveau, à l'instant  $t$ , on note  $N_t$  le nombre d'individus de la population. Les traits des individus, à l'instant  $t$ , sont notés  $(U_t^1, \dots, U_t^{N_t})$ . Afin de représenter la population totale, on utilise une mesure finie  $\nu_t$  sur l'espace  $\mathcal{U}$  :

$$\nu_t = \sum_{i=1}^{N_t} \delta_{U_t^i}$$

où  $\delta_u$  est la mesure de Dirac en  $u \in \mathcal{U}$ . Le but est alors d'étudier cette mesure.

On décrit alors l'évolution de la population. Chaque individu de trait  $u$  donne naissance à un nouvel individu à un taux noté  $b(u)$ . Avec une probabilité  $\mu(u)$ , cet individu sera un clone, c'est-à-dire un individu de trait  $u$ . Donc, avec probabilité  $1 - \mu(u)$ , il y a naissance d'un mutant de trait  $v$ , où  $v$  est choisi selon une loi de probabilité  $M(u, v)dv$ . De plus, chaque individu de trait  $u$  meurt avec un taux  $d(u, W \star \nu(u)) = d(u, \sum_{i=1}^N W(u - u^i))$ , où  $\nu = \sum_{i=1}^N \delta_{u_i}$  est l'état actuel de la population. La variable  $W \star \nu(u)$  permet de rendre compte de la compétition entre les individus présents.

Remarquons que cette compétition n'est pas un combat direct entre les individus mais elle traduit une compétition pour les ressources. Par exemple, si plusieurs individus mangent la même ressource, celle-ci sera moins abondante, et les individus qui n'ont pu y avoir accès mourront.

On se place sur l'espace des mesures finies  $M_F(\mathcal{U})$  muni de la topologie étroite. Puis on définit le sous ensemble

$$\mathcal{M} = \left\{ \sum_{i=1}^n \delta_{x_i}, n \in \mathbb{N}, x_1, \dots, x_n \in \mathcal{U} \right\}.$$

De plus, on fait les hypothèses suivantes qui seront admises dans toute la suite,

**Hypothèses (H) :**

Il existe  $b^*, d^*, W^* > 0$  et une densité de probabilité  $M^*$  sur  $\mathbb{R}^d$  tels que pour tout  $u, v \in \mathcal{U}$  et pour tout  $\nu = \sum_{i=1}^N \delta_{u_i} \in \mathcal{M}$ ,

$$\begin{aligned} b(u) &\leq b^*, \\ d(u, W \star \nu(u)) &\leq d^*(1 + N), \\ W(u) &\leq W^*, \\ M(u, v) &\leq M^*(u - v), \end{aligned}$$

et on suppose que tous les paramètres du modèle  $(b, d, M, W, \mu)$  sont continus sur leurs ensembles de définition, et que  $r \mapsto d(u, r)$  est lipschitzienne sur  $\mathbb{R}$ .

**Remarque :** Les hypothèses concernant les bornes se justifient biologiquement puisqu'on ne peut pas avoir des événements de mort ou naissance infiniment rapprochés.

Par construction et grâce aux hypothèses précédentes, on peut montrer que le processus de sauts  $(N_t)_{t \geq 0}$  n'explose pas, ainsi le processus  $(\nu_t)_{t \geq 0}$  est bien

défini sur  $\mathbb{R}^+$  et à valeurs dans  $\mathcal{M}$ .

On caractérise ce processus à l'aide de son générateur infinitésimal  $L$ , défini de la manière suivante pour toute fonction réelle bornée  $\phi$ , pour toute mesure  $\nu = \sum_{i=1}^N \delta_{u_i} \in \mathcal{M}$ ,

$$\begin{aligned} L\phi(\nu) &= \sum_{i=1}^N b(u_i)\mu(u_i)\left(\phi(\nu + \delta_{u_i}) - \phi(\nu)\right) \\ &\quad + \sum_{i=1}^N b(u_i)(1 - \mu(u_i)) \int_{\mathcal{U}} \left(\phi(\nu + \delta_v) - \phi(\nu)\right) M(u_i, v) dv \\ &\quad + \sum_{i=1}^N d(u_i, W \star \nu(u_i))\left(\phi(\nu - \delta_{u_i}) - \phi(\nu)\right). \end{aligned}$$

Le premier terme traduit l'effet de la naissance sans mutation, le deuxième la naissance avec mutation et le troisième la mort d'un individu.

### Cas d'extinction

On se place dans le cas où  $\mathcal{U}$  est compact. De plus, on suppose que le taux de mort est du type  $d(u, W \star \nu) = \beta_0(u) + \beta_1(u)W \star \nu(u)$ .

**Théorème 1.3.** *Si  $W$  est suffisamment régulier,  $\nu_0 \in \mathcal{M}$  et si  $\mathbb{E}(N_0) < \infty$ , alors il y a p.s. extinction, c'est-à-dire*

$$\mathbb{P}(\exists t \geq 0, N_t = 0) = 1.$$

### Cas de survie

Dans d'autres cas, le processus peut avoir une probabilité de survie positive. On présente un cas simplifié ici.

Faisons les hypothèses suivantes sur le modèle :  $\mathcal{U} = \mathbb{Z}^d$ , le noyau de compétition est ponctuel  $W(u) = 1_{\{u=0\}}$ , le taux de mort est du type  $d(u, W \star \nu) = \beta_0(u) + \beta_1(u)W \star \nu(u)$ , enfin toutes les naissances sont avec mutation  $\mu(u) = 0$  et  $b(u)M(u, dv) = 1/2^d \sum_{x \in \mathbb{Z}^d, |x|=1} \delta_{u+x}(dv)$ , c'est-à-dire que le trait d'un nouvel individu est choisi suivant une loi uniforme sur les traits les plus proches de son parent.

**Théorème 1.4.** *Si  $\nu_0 \in \mathcal{M}$ ,  $N_0 \geq 1$  p.s. et si  $\mathbb{E}(N_0) < \infty$ , alors le processus  $\nu$  survit avec une probabilité positive :*

$$\mathbb{P}(\inf_{t \geq 0} N_t \geq 1) > 0.$$

## 2 Limite en grande population

### 2.1 Renormalisation du processus

On va maintenant étudier le processus dans le cas où la population initiale est très grande, et tend vers l'infini. Pour cela, on va renormaliser le processus. Ceci nous permet de ne pas manier des expressions infinies, et ceci se justifie au niveau biologique : en effet, si une population est d'ordre  $K$  dans un espace limité,

c'est-à-dire avec une quantité de ressources limitées, les individus ne pourront coexister que si leur consommation en ressource c'est-à-dire leur biomasse est d'ordre  $1/K$ .

Ainsi, pour tout  $K > 0$ , on va considérer que la population initiale est d'ordre  $K$ , et que le processus décrivant l'évolution de la population, noté  $(\nu_t^K)_{t \geq 0}$ , est du même type que décrit précédemment avec les paramètres  $b, d, m, \mu$  inchangés, seul le paramètre décrivant la compétition est modifié :  $W_K(u) = W(u)/K$ . En effet, comme la biomasse de chaque individu est maintenant d'ordre  $1/K$ , la compétition pour les ressources s'en trouve également diminuée. On cherche maintenant à décrire le processus

$$\Lambda_t^K = \frac{1}{K} \nu_t^K \quad (2.1)$$

## 2.2 Convergence vers le comportement moyen

On donne le résultat suivant qui nous montre que le processus précédent peut être approximé par une équation aux dérivées partielles déterministe. Ceci nous donne donc un modèle déterministe pour décrire l'évolution phénotypique d'une population.

**Théorème 2.1.** *Si la condition initiale  $(\Lambda_0^K)_{K \geq 0}$  converge en loi et pour la topologie étroite sur  $M_F(\mathcal{U})$ , quand  $K$  tend vers l'infini, vers une mesure déterministe  $\xi_0$ , et si  $\sup_K \mathbb{E}(\langle \Lambda_0^K, 1 \rangle^3) < \infty$ , alors pour tout  $T > 0$ , le processus  $(\Lambda_t^K)_{t \geq 0}$  converge en loi, sur l'espace de Skorohod  $\mathbb{D}([0, T], M_F(\mathcal{U}))$ , quand  $K$  tend vers l'infini, vers l'unique fonction continue et déterministe  $\xi \in \mathbb{C}([0, T], M_F(\mathcal{U}))$  vérifiant l'équation suivante :*

*pour toute fonction réelle bornée  $f$ ,*

$$\begin{aligned} \langle \xi_t, f \rangle = \langle \xi_0, f \rangle + \int_0^t \int_{\mathcal{U}} \left\{ f(u) \left( \mu(u)b(u) - d(u, W \star \xi_s(u)) \right) \right. \\ \left. + (1 - \mu(u))b(u) \int_{\mathcal{U}} f(v)M(u, v)dv \right\} \xi_s(du) ds \end{aligned} \quad (2.2)$$

où on a noté, pour toute fonction mesurable  $f$  sur  $\mathcal{U}$ ,  $\langle \xi_t, f \rangle = \int_{\mathcal{U}} f(u)\xi_t(du)$ .

On donne les arguments clés de la preuve puisqu'il s'agit d'arguments classiques dans ce domaine de recherche.

*Démonstration.* La preuve se décompose en plusieurs étapes.

**Étape 1 :** La première étape consiste à montrer l'unicité de la solution, s'il en existe une, de l'équation (2.2). On suppose donc que  $\xi$  et  $\bar{\xi}$  sont deux solutions de (2.2), et on montre que, pour tout  $t$ ,

$$\|\xi_t - \bar{\xi}_t\| = \sup_{f \in L^\infty, \|f\|_\infty \leq 1} |\langle \xi_t - \bar{\xi}_t, f \rangle| = 0$$

où  $\|\cdot\|$  est une norme sur  $M_F(\bar{\mathcal{U}})$ . Ceci se montre par des arguments de majoration puis on conclut avec le lemme de Gronwall.

**Etape 2** : On veut maintenant montrer la tension de la suite  $(\Lambda^K)_{K \in \mathbb{N}}$ , ceci est équivalent à la propriété que l'on peut extraire une sous-suite des lois  $(\mathcal{L}(\Lambda^K))_{K \in \mathbb{N}}$  qui converge dans l'espace  $\mathcal{P}(\mathbb{D}([0, T], M_F(\mathcal{U}))$ ). Dans un premier temps, on suppose que  $M_F(\mathcal{U})$  est muni de la topologie vague. Ainsi, on peut utiliser le théorème 2.1 de [10] : on a uniquement besoin de montrer la tension des suites  $(\langle \Lambda^K, f \rangle)_{K \geq 0}$  pour toute  $f$  continue et bornée.

On choisit une telle fonction  $f$ . A partir des propriétés du générateur, on déduit que  $\langle \Lambda^K, f \rangle$  est une semi-martingale, i.e.  $\langle \Lambda^K, f \rangle = M^{f,K} + A^{f,K}$  où  $M^{f,K}$  est une martingale continue à droite avec limite à gauche, et  $A^{f,K}$  est la partie à variations finies. On utilise alors les critères d'Aldous et Rebelledo, voir [6]. Pour montrer la tension de  $(\langle \Lambda^K, f \rangle)_{K \in \mathbb{N}}$ , il suffit de prouver que

$$\sup_{K \in \mathbb{N}} \mathbb{E} \left( \sup_{t \in [0, T]} |\langle \Lambda_t^K, f \rangle| \right) < \infty,$$

et que les suites  $(\langle M^{f,K} \rangle)_{K \in \mathbb{N}}$  et  $(A^{f,K})_{K \in \mathbb{N}}$  sont tendues, où  $\langle M \rangle$  désigne la variation quadratique de la martingale  $M$ .

**Etape 3** : Il faut ensuite vérifier que la suite  $(\mathcal{L}(\Lambda^K))_{K \in \mathbb{N}}$  converge bien. Pour cela, on va montrer que toute sous-suite converge vers la même limite qu'on va identifier grâce à l'équation (2.2).

On considère une sous suite convergente de  $Q^K = \mathcal{L}(\Lambda^K)$ , qu'on note encore  $Q^K$  pour simplifier les notations. On note  $Q$  sa limite. On pose pour  $f$  continue, bornée et pour  $\nu \in \mathbb{D}([0, T], M_F(\mathcal{U}))$ ,

$$\begin{aligned} \psi_t(\nu) = \langle \nu_t, f \rangle - \langle \nu_0, f \rangle - \int_0^t \int_{\mathcal{U}} \left\{ \left( b(u)\mu(u) - d(u, W \star \nu_s(u)) \right) f(u) \right. \\ \left. + b(u)(1 - \mu(u)) \int_{\mathcal{U}} f(v) M(u, v) dv \right\} \nu_s(du) ds \end{aligned}$$

On veut montrer que si  $\nu$  admet la loi  $Q$ , elle est presque sûrement solution de (2.2), il suffit donc de montrer que  $\mathbb{E}_Q(|\psi_t(\nu)|) = 0$ .

On remarque facilement que

$$M_t^{f,K} = \psi_t(\nu^K).$$

A l'aide de l'inégalité de Burkholder-Davis-Gundy, et des majorations sur la variation quadratique de la martingale, on prouve la limite :

$$\mathbb{E}_Q(|\psi_t(\nu^K)|) \xrightarrow{K \rightarrow \infty} 0.$$

D'autre part, la convergence en loi de  $(\nu^K)$  nous donne celle de  $(\psi_t(\nu^K))$ , par un argument d'uniforme intégrabilité, on conclut que :

$$\mathbb{E}_Q(|\psi_t(\nu^K)|) \xrightarrow{K \rightarrow \infty} \mathbb{E}_Q(|\psi_t(\nu)|).$$

Ceci permet donc de déterminer de manière unique la limite puisque la solution de l'EDP est unique.

**Etape 4** : Enfin, il faut étendre la topologie de  $M_F(\bar{\mathcal{U}})$ . Pour passer de la topologie vague à la topologie étroite, on utilise le théorème 3 de [8].

□

### 3 Ajout d'une dimension spatiale

Dans cette dernière partie, on ajoute une dimension spatiale au modèle, ce problème est développé dans l'article de Champagnat et Méléard [2]. Ce modèle a été développé pour étudier les interactions entre le mouvement dans l'espace des populations et leurs dynamiques phénotypiques. Cela permet par exemple d'étudier des phénomènes tels que la variation des ressources au sein de l'espace [5] ou l'invasion d'espèces [9].

On considère dorénavant que les individus peuvent se déplacer dans un sous-espace ouvert et borné  $\mathcal{X}$  de  $\mathbb{R}^q$ . Le déplacement d'un individu de trait  $u$  fixé est régi par une équation différentielle stochastique réfléchie aux bords de  $\mathcal{X}$  :

$$\begin{cases} dX_t &= \sqrt{2m(X_t, u)} Id \cdot dB_t + \sigma(X_t, u)dt - dk_t \\ |k|_t &= \int_0^t 1_{\{X_s \in \partial\mathcal{X}\}} d|k|_s; \quad k_t = \int_0^t n(X_s) d|k|_s \end{cases}$$

où  $k$  est un processus continu, adapté, croissant,  $m$  est une fonction réelle positive,  $C^3$  en  $x$ , pour laquelle il existe des constantes  $m^*$ ,  $m_*$  telle que :

$$\forall(x, u) \in \bar{\mathcal{X}} \times \mathcal{U}, \quad 0 \leq m_* \leq m(x, u) \leq m^*,$$

et  $\sigma$  est une fonction à valeurs dans  $\mathbb{R}^d$ ,  $C^2$  en  $x$ , telle qu'il existe  $\sigma^*$  :

$$\forall(x, u) \in \bar{\mathcal{X}} \times \mathcal{U}, \quad \|\sigma(x, u)\| \leq \sigma^*.$$

Cela signifie que chaque individu se déplace selon une diffusion de manière symétrique mais avec une dérive qui modifie le comportement moyen de la trajectoire. De plus, celle-ci se réfléchit sur les bords de  $\mathcal{X}$  selon la normale entrante.

A l'instant  $t$ , chaque individu est donc maintenant caractérisé par sa position, noté  $X_t^i$ , et son trait  $U_t^i$ . L'ensemble de la population est représentée par la mesure

$$\nu_t = \sum_{i=1}^{N_t} \delta_{(X_t^i, U_t^i)} \in M_F(\bar{\mathcal{X}} \times \mathcal{U})$$

L'évolution phénotypique reste identique au modèle précédent sauf que les caractéristiques du modèle  $(b, d, M, \mu)$  dépendent également continûment de  $x$ . De plus, on ajoute un noyau de compétition spatiale  $I$  qui se multiplie avec le noyau de compétition au niveau phénotypique  $W$ , et on suppose maintenant que l'espace des traits  $\mathcal{U}$  est compact.

Comme précédemment, on peut expliciter le générateur du processus  $(\nu_t)_{t \geq 0}$  et montrer que ce processus est défini sur  $\mathbb{R}^+$  dès qu'on a des hypothèses similaires aux hypothèses (H). De même on peut renormaliser le processus pour



comprendre le comportement moyen en grande population.

On étudie donc le processus  $\Lambda_t^K = (1/K)\nu_t^K$ , où  $\nu^K$  est le processus décrit ci-dessus avec les caractéristiques  $(b, d_K, M, \mu, W, I)$ ,  $d_K(x, u, r) = d(x, u, r/K)$ .

**Théorème 3.1.** *Si la suite de mesures initiales  $(\Lambda_0^N)_{N>0}$ , dans  $M_F(\bar{\mathcal{X}} \times \mathcal{U})$  muni de la topologie faible, converge en loi vers une mesure finie déterministe notée  $\xi_0$ , et si  $\sup_N \mathbb{E}[(\Lambda_0^N, 1)^3] < +\infty$ , alors pour tout  $T > 0$ , la suite  $(\Lambda^N)_{N>0}$  de processus dans  $\mathbb{D}([0, T], M_F(\bar{\mathcal{X}} \times \mathcal{U}))$  converge en loi vers une fonction déterministe continue,  $\xi \in \mathbb{C}([0, T], M_F(\bar{\mathcal{X}} \times \mathcal{U}))$ .*

*Cette fonction est en fait l'unique solution vérifiant :*

$$\sup_{t \in [0, T]} \langle \xi_t, 1 \rangle < +\infty,$$

et,  $\forall f \in C_0^{2,b}$ ,

$$\begin{aligned} \langle \xi_t, f \rangle = \langle \xi_0, f \rangle + \int_0^t \int_{\bar{\mathcal{X}} \times \mathcal{U}} & \left\{ m(x, u) \Delta_x f(x, u) + \sigma(x, u) \cdot \nabla_x f(x, u) \right. \\ & + (b(x, u) \mu(x, u) - d(x, u, IW \star \xi_s(x, u))) f(x, u) \\ & \left. + b(x, u) (1 - \mu(x, u)) \int_{\mathcal{U}} f(x, v) M(x, u, v) dv \right\} \xi_s(dx, du) ds. \end{aligned}$$

Cette fois, les deux premiers termes dans l'intégrale rendent compte du mouvement spatial des individus, et comme précédemment, les trois derniers termes régissent les naissances de clones, les morts et les naissances avec mutation.

*Démonstration.* La forme de la preuve est totalement identique à la précédente :

- dans un premier temps, on montre l'unicité d'une telle solution en supposant qu'elle existe,
- puis pour montrer la limite, on commence par prouver la tension de la suite  $(\Lambda^N)_{N>0}$ ,
- enfin on identifie la limite.

Cependant, il existe une nouvelle difficulté qui est la dimension spatiale et le mouvement diffusif des individus. Pour résoudre ce problème, on utilise principalement les outils sur les semi-groupes de processus markovien. En effet, le mouvement d'un individu de trait  $u$  est régi par une EDS réfléchie, elle admet donc un semi-groupe  $P^u$ . □

On s'intéresse maintenant à la question suivante : dans quels cas la solution de l'équation différentielle admet une densité par rapport à la mesure de Lebesgue? Le théorème suivant permet de conclure dans certains cas.

**Théorème 3.2.** *Si  $\xi_0$  admet une densité par rapport à la mesure de Lebesgue,  $\xi_0(dx, du) = g_0(x, u) dx du$ , alors pour tout temps  $t$ , la mesure  $\xi_t(dx, du)$  admet une densité par rapport à la mesure de Lebesgue sur  $\bar{\mathcal{X}} \times \mathcal{U}$ , i.e.  $\xi_t(dx, du) = g_t(x, u) dx du$ , où  $g_t \in L^\infty([0, T], L^1)$ .*

De plus,  $g_t(\cdot, u)$  est continue sur  $\bar{\mathcal{X}}$ , et  $g$  est solution faible de l'équation intégrodifférentielle partielle non linéaire suivante :

$$\begin{aligned} \partial_t g_t &= \Delta_x(m(x, u)g_t(x, u)) - \nabla_x(\sigma(x, u)g_t(x, u)) \\ &\quad + \left( b(x, u)\mu(x, u) - d(x, u, IW \star g_t(x, u)) \right) g_t(x, u) \\ &\quad + b(x, u)(1 - \mu(x, u)) \int_{\mathcal{U}} g_t(x, v)M(x, u, v)dv, \\ g_0(x, u) &= g_0(x, u) \\ \nabla_x g_t(x, u) \cdot n(x) &= 0, \quad \forall (t, x, u) \in \mathbb{R}^+ \times \partial\mathcal{X} \times \mathcal{U} \end{aligned}$$

où  $M(x, u, v) = M(x, v, u)$ .

Ce théorème nous indique en particulier que si le comportement moyen initial n'admet pas de singularité, en tout temps futur, on ne verra jamais apparaître de singularité.

**Remarque** : La régularité sur les coefficients de diffusion  $m$  et de dérive  $\sigma$  est utilisée pour prouver ce théorème. On peut néanmoins affiner les hypothèses.

## Conclusion et perspectives

Les modèles stochastiques développés ici sont complémentaires des modèles déterministes. Ces derniers permettent de comprendre des comportements moyens ou en temps long alors que les premiers explorent des comportements plus extrêmes : comprendre des événements menant à l'extinction...

On a présenté des modèles stochastiques de base qui peuvent ensuite être affinés en fonction des comportements écologiques que l'on cherche à identifier et étudier. On peut par exemple introduire des structures d'âges [11], pour prendre en compte des phénomènes de vieillissement ou de maturation. On peut également s'intéresser à des populations sexuées et diploïdes [4]. D'autres problématiques sont envisageables : comprendre ce qu'il se passe dans le cas où les mutations sont rares et/ou d'amplitude faible.

## Références

- [1] B. Bolker and S. Pacala. Using moment equations to understand stochastically driven spatial pattern formation in ecological systems. *Theoretical population biology*, 52 :179–197, 1997.
- [2] C. Champagnat and S. Méléard. Invasion and adaptative evolution for individual-based spatially structured populations. *J. Math. Biol.*, pages 147–188, 2007.
- [3] N. Champagnat, R. Ferrière, and S. Méléard. From individual stochastic processes to macroscopic models in adaptive evolution. *Stoch. Models*, 24, Suppl.1 :2–44, 2008.

- [4] C. Coron. Stochastic modeling of density-dependent diploid populations and extinction vortex. *à paraître (arXiv)*.
- [5] P. Grant and B. Grant. Unpredictable evolution in a 30-year study of darwin's finches. *Science*, 296 :707–711, 2002.
- [6] A. Joffe and M. Métivier. Weak convergence of sequences of semimartingales with applications to multitype branching processes. *Adv. Appl. Probab.*, 18 :20–65, 1986.
- [7] R. Law and U. Dieckmann. Moments approximations of individual-based models. In *The Geometry of Ecological Interactions (U. Dieckmann, R. Law, J.A.J Metz editors)*, Cambridge university press, 1997.
- [8] S. Méléard and S. Roelly. Sur les convergences étroite ou vague de processus à valeurs mesures. *C.R.Acad.Sci.Paris*, pages 785–788, 1993.
- [9] Phillips, Brown, Webb, and Shine. Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature*, 2006.
- [10] S. Roelly-Coppoletta. A criterion of convergence of measure-valued processes : application to measure-valued branching processes. *Stochastics*, 17 :43–65, 1986.
- [11] C. Tran and S. Méléard. Trait substitution sequence process and canonical equation for age-structured populations. *J. Math. Biol.*, 58 :881–921, 2009.