Modèles individu-centrés en dynamique adaptative et évolution en temps long :

le cas des mutations petites et fréquentes

 $Nicolas Champagnat^1 - Vincent Hass^2$







Journées de Probabilités — Guidel Plages 22 Juin 2021

¹ nicolas.champagnat@inria.fr

² vincent hass@inria.fr

- Contexte biologique
- 2 Contexte mathématique
- Objectif

•00

- Modèle
- 6 Résultat
- 6 Intuitions de preuve

Dynamique adaptative - Hypothèses

Définition : Dynamique adaptative^[1]

Étudier les liens entre l'écologie et l'évolution.

Mécanismes de l'évolution

Hérédité

000

Mutations

Sélection

Hypothèses biologiques

(HB1) Population asexuée → Simplifier le schéma de reproduction.

(HB2) Mutations rares

→ Séparation des échelles de temps écologique et évolutive.

(HB3) Petites mutations

→ Évolution agit lentement sur les caractéristiques individuelles.

(HB4) Grande population → Densité de population déterministe.

Dynamique adaptative - Succès

→ Fournir une description de l'évolution du **trait dominant** : Équation Canonique de la Dynamique Adaptative (CEAD)^[2].

$$\begin{aligned} \text{Équation Canonique} \\ \text{CEAD} &= \boxed{\text{Gradient de fitness}} \times \boxed{\text{Effets des mutations}} \end{aligned}$$

[2] DIECKMANN, LAW (1996)

- Contexte biologique
- 2 Contexte mathématique
- Objectif
- Modèle
- Résultat
- 6 Intuitions de preuve

État de l'art mathématique

Contexte biologique

(HB2) \leadsto Probabilité de mutation p (HB3) \leadsto Taille des mutations σ (HB4) \leadsto Taille de population K

Une approche basée sur des EDP

Une approche **stochastique**

$$\begin{array}{c|c} \text{IBM} & \xrightarrow{[5]} & \text{TSS} & \xrightarrow{[6]} & \text{CEAD2} \\ \hline K \longrightarrow +\infty & p \longrightarrow 0 & \\ \end{array}$$

^[3] FOURNIER, MÉLÉARD (2004) [4] DIECKMANN, JABIN et al (2005) - [5] CHAMPAGNAT (2006) - [6] CHAMPAGNAT, MÉLÉARD (2011)

- Objectif

Objectif

Notre approche - Mutations individuelles fréquentes $(p\equiv 1)$

 $\begin{matrix} K \longrightarrow +\infty \\ \sigma \longrightarrow 0 \end{matrix}$

CEAD3

- Modèle

Modèle individu-centré (IBM) (1/2)

Contexte biologique

- (1) Processus de Naissance-Mort-Compétition-Mutation^[7,8].
 - Chaque individu est caractérisé par un trait phénotypique continu $x \in \mathcal{X} \subset \mathbb{R}$: e.g. la taille du corps à maturité.
 - Au temps t, la population est composé de $N^{K,\sigma}(t)$ individus et de traits $x_1, \ldots, x_{N^{K,\sigma}(t)}$ et décrit par le processus à valeurs mesures:

$$\nu_t^{K,\sigma} := \frac{1}{K} \sum_{i=1}^{N^{K,\sigma}(t)} \delta_{x_i}.$$

- (2) Taux de transition d'un individu de trait $x (p \equiv 1)$.
 - Naissance au taux b(x) d'un trait mutant $y := x + \sigma H$ où $H \sim m(\mathrm{d}h)$: loi de mutation.
 - Mort sans compétition au taux d(x).
 - Mort par compétition avec n'importe quel autre individu de trait y au taux $\frac{c(x,y)}{V}$.

Modèle individu centré (IBM) (2/2)

- (3) Autres paramètres biologiques.
 - $\overline{n}(x) := \frac{b(x) d(x)}{c(x,x)}$: densité d'équilibre d'une population monomorphique de trait x quand il n'y a pas de mutation.
 - Fit $(y,x):=b(y)-d(y)-c(y,x)\overline{n}(x)$: fitness d'un individu mutant de trait y dans une population résidente monomorphique portant le trait x.

- 6 Résultat

Théorème - Une nouvelle équation canonique

Théorème (En construction)

On suppose

Contexte biologique

- de bonnes hypothèses concernant les paramètres biologiques :
 régularité sur b(x), d(x), c(x, y), m(dh),
- $\nu_0^{K,\sigma}$ de support $\{x_0\}$ pour tout K et pour tout σ ,
- $p \equiv 1, \ \sigma \to 0 \ et \ K \to +\infty \ de \ sorte \ que$

$$\sigma \ll K^{-\frac{3}{2}}.$$

Alors, pour la topologie de SKOROHOD sur $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}_F)$,

$$\left(\nu_{\frac{t}{K\sigma^2}}^{K,\sigma}\right)_{t\geqslant 0} \quad \xrightarrow[\sigma \longrightarrow 0]{\text{Loi}} \quad \left(\overline{n}(x(t))\delta_{x(t)}\right)_{t\geqslant 0}$$

 $o\dot{u} \ x(0) = x_0 \ et$

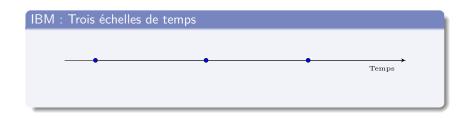
$$x'(t) = \boxed{\partial_1 \mathrm{Fit}(x(t), x(t))} \times \boxed{\overline{n}(x(t))} \int_{\mathbb{R}} h^2 m(\mathrm{d}h)$$

(CEAD3)

•000000000000000

Contexte biologique

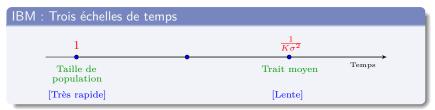
- 6 Intuitions de preuve





Dynamique très rapide

$$ightharpoonup$$
 Taille de population $\left\langle 1, \nu_t^{K,\sigma} \right\rangle$



Dynamique lente

$$\text{Trait moven} \quad z\left(\nu_t^{K,\sigma}\right) := \frac{\left\langle \mathrm{id}, \nu_t^{K,\sigma} \right\rangle}{\left\langle 1, \nu_t^{K,\sigma} \right\rangle}$$

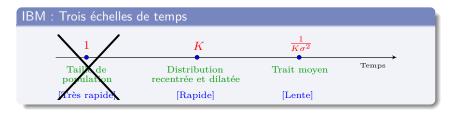




Dynamique rapide

→ Distribution recentrée, dilatée et rescalée de traits

$$\begin{split} \overset{\circ}{\nu}_{t}^{K,\sigma} &:= \frac{1}{K \left\langle 1, \nu_{t}^{K,\sigma} \right\rangle} \sum_{i=1}^{N^{K,\sigma}(t)} \delta_{\frac{1}{\sigma\sqrt{K}} \left(x_{i} - z\left(\nu_{t}^{K,\sigma}\right)\right)} \\ &=: \left(h_{\frac{1}{\sigma\sqrt{K}}} \circ \tau_{-z\left(\nu_{t}^{K,\sigma}\right)}\right) \sharp \frac{\nu_{t}^{K,\sigma}}{\left\langle 1, \nu_{t}^{K,\sigma} \right\rangle} \end{split}$$



→ Intuitions sur un modèle jouet.

(2) Modèle jouet (1/2)

Modèle jouet

$$\mathcal{L}^{K,\sigma}\Phi(\nu) = \frac{K}{K\sigma^2} \int_{\mathcal{X}} \nu(\mathrm{d}x) C(x) \int_{\mathbb{R}} m(\mathrm{d}h) \left[\Phi\left(\nu - \frac{\delta_x}{K} + \frac{\delta_{x+\sigma h}}{K}\right) - \Phi(\nu) \right] + \frac{K}{K\sigma^2} \int_{\mathcal{X}} \nu(\mathrm{d}x) \int_{\mathcal{X}} \nu(\mathrm{d}y) b(x,y) \left[\Phi\left(\nu - \frac{\delta_x}{K} + \frac{\delta_y}{K}\right) - \Phi(\nu) \right]$$

→ Taille de population fixée

 \rightarrow Lent-Rapide : $(z(\nu), \hat{\nu})$ où

Trait moyen $z(\nu) := \langle id, \nu \rangle$

Distribution recentrée et dilatée des traits

$$\hat{\nu} := \left(h_{\frac{1}{\sigma\sqrt{K}}} \circ \tau_{-z(\nu)} \right) \sharp \nu$$

Modèle jouet (2/2)

Contexte biologique

(a) Comportement asymptotique - Composante lente

Fonctions tests:
$$\hat{\Phi}(z,\hat{\mu}) = f(z)$$
,
$$\widehat{\mathcal{L}}^{K,\sigma}\hat{\Phi}(z,\hat{\mu}) = f'(z)(\partial_2 b(z,z) - \partial_1 b(z,z))M_2(\hat{\mu}) + O\left(\frac{1+M_2(\hat{\mu})}{K}\right).$$

(b) Comportement asymptotique - Composante rapide

$$\begin{split} Fonctions \ tests : \ & \hat{\Phi}\left(z,\hat{\mu}\right) = F_g\left(\hat{\mu}\right) := F\left(\langle g,\hat{\mu}\rangle\right), \\ \widehat{\mathcal{L}}^{K,\sigma}\hat{\Phi}\left(z,\hat{\mu}\right) = \frac{1}{KK\sigma^2} \left[F'\left(\langle g,\hat{\mu}\rangle\right) \left\{ C_2C(z) \left\langle \frac{g''}{2},\hat{\mu}\right\rangle \right. \\ & \left. + b(z,z) \left[\left\langle g'',\hat{\mu}\right\rangle M_2\left(\hat{\mu}\right) - 2 \left\langle g'\times\operatorname{id},\hat{\mu}\right\rangle \right] \right\} \\ + F''\left(\langle g,\hat{\mu}\rangle\right) b(z,z) \left\{ \left(\left\langle g^2,\hat{\mu}\right\rangle - \langle g,\hat{\mu}\rangle^2\right) + \left\langle g',\hat{\mu}\right\rangle^2 M_2\left(\hat{\mu}\right) - 2 \left\langle g',\hat{\mu}\right\rangle \langle g\times\operatorname{id},\hat{\mu}\rangle \right\} \\ + O\left(\frac{1+M_2\left(\hat{\mu}\right) + M_3\left(\hat{\mu}\right)}{K}\right) \right], \end{split}$$

où
$$M_j(\hat{\mu}) = \int_{\mathcal{V}} |x|^j \hat{\mu}(\mathrm{d}x)$$
 et $C_2 = \int_{\mathbb{D}} h^2 m(h) \mathrm{d}h$.

→ On reconnait un processus de Fleming-Viot neutre recentré.

(3)(a) Processus de FLEMING-VIOT - Existence (1/3)

Cadre.
$$(\Omega, \mathcal{F}, (\mathcal{F}_t)_{t>0})$$
 où $\Omega := \mathscr{C}([0, +\infty[, \mathcal{M}_1(\mathbb{R}))])$

Problème de martingale pour FLEMING-VIOT **original**[9]

La probabilité $\mathbb{P}^{FV}_{\nu} \in \mathcal{M}_1(\Omega)$ est solution au problème de martingale de Fleming-Viot avec condition initiale $\nu \in \mathcal{M}_1(\mathbb{R})$, si le processus canonique $(Y_t)_{t\geqslant 0}$ sur Ω satisfait $\mathbb{P}^{FV}_{\nu}(Y_0=\nu)=1$ et si pour tous $F\in \mathscr{C}^2(\mathbb{R},\mathbb{R})$ et $g\in \mathscr{C}^2_b(\mathbb{R},\mathbb{R})$,

$$M_t^F(g) := F\left(\langle g, Y_t \rangle\right) - F\left(\langle g, Y_0 \rangle\right) - \int_0^t F'\left(\langle g, Y_s \rangle\right) \left\langle \frac{g''}{2}, Y_s \right\rangle ds$$
$$-\gamma \int_0^t F''\left(\langle g, Y_s \rangle\right) \left[\left\langle g^2, Y_s \right\rangle - \left\langle g, Y_s \right\rangle^2\right] ds \quad (\spadesuit)$$

est une \mathbb{P}_{ν}^{FV} -martingale.

^[9] Etheridge (2000)

(3)(a) Processus de FLEMING-VIOT - Existence (2/3)

Cadre.
$$(\widetilde{\Omega}, \widetilde{\mathcal{F}}, (\widetilde{\mathcal{F}}_t)_{t\geqslant 0})$$
 où

$$\widetilde{\Omega} := \left\{ X \in \mathscr{C}\left([0, +\infty) , \mathcal{M}_1^{c,2}(\mathbb{R}) \right) \, \middle| \, \forall T > 0, \, \sup_{0 \leqslant t \leqslant T} \int_{\mathbb{R}} |x|^2 \, X_t(\mathrm{d}x) < \infty \right\}$$

$$\text{avec } \mathcal{M}_1^{c,2}(\mathbb{R}) := \left\{ \mu \in \mathcal{M}_1(\mathbb{R}) \, \middle| \, \int_{\mathbb{R}} |x|^2 \mu(\mathrm{d}x) < \infty, \int_{\mathbb{R}} x \mu(\mathrm{d}x) = 0 \right\}.$$

(3)(a) Processus de FLEMING-VIOT - Existence (2/3)

Problème de martingale pour FLEMING-VIOT recentré

La probabilité $\mathbb{P}_{\mu} \in \mathcal{M}_{1}(\widetilde{\Omega})$ est solution au problème de martingale de Fleming -Viot **recentré** avec condition initiale $\mu \in \mathcal{M}_{1}^{c,2}(\mathbb{R})$, si le processus canonique $(X_{t})_{t \geqslant 0}$ sur $\widetilde{\Omega}$ satisfait $\mathbb{P}_{\mu}(X_{0} = \mu) = 1$ et pour tous $F \in \mathscr{C}^{2}(\mathbb{R}, \mathbb{R})$ et $g \in \mathscr{C}^{2}_{b}(\mathbb{R}, \mathbb{R})$,

$$\begin{split} \widehat{M}_{t}^{F}(g) &:= F\left(\langle g, X_{t} \rangle\right) - F\left(\langle g, X_{0} \rangle\right) - \int_{0}^{t} F'\left(\langle g, X_{s} \rangle\right) \left(\left\langle \frac{g''}{2}, X_{s} \right\rangle\right) \\ &+ \gamma \left[\left\langle g'', X_{s} \right\rangle M_{2}(X_{s}) - 2\left\langle g' \times \operatorname{id}, X_{s} \right\rangle\right] \right) \operatorname{d}s \\ &- \gamma \int_{0}^{t} F''\left(\langle g, X_{s} \rangle\right) \left[\left(\left\langle g^{2}, X_{s} \right\rangle - \langle g, X_{s} \rangle^{2}\right) \\ &+ \left\langle g', X_{s} \right\rangle^{2} M_{2}\left(X_{s}\right) - 2\left\langle g', X_{s} \right\rangle \langle g \times \operatorname{id}, X_{s} \rangle\right] \operatorname{d}s \end{split}$$

est une \mathbb{P}_{μ} -martingale.

(3)(a) Processus de FLEMING-VIOT - Existence (2/3)

Problème de martingale pour Fleming-Viot recentré

La probabilité $\mathbb{P}_{\mu} \in \mathcal{M}_{1}(\widetilde{\Omega})$ est solution au problème de martingale de Fleming -Viot **recentré** avec condition initiale $\mu \in \mathcal{M}_{1}^{c,2}(\mathbb{R})$, si le processus canonique $(X_{t})_{t\geqslant 0}$ sur $\widetilde{\Omega}$ satisfait $\mathbb{P}_{\mu}(X_{0}=\mu)=1$ et pour tous $F\in \mathscr{C}^{2}(\mathbb{R},\mathbb{R})$ et $g\in \mathscr{C}^{2}_{b}(\mathbb{R},\mathbb{R})$,

$$\begin{split} \widehat{M}_{t}^{F}(g) &:= F\left(\langle g, X_{t} \rangle\right) - F\left(\langle g, X_{0} \rangle\right) - \int_{0}^{t} F'\left(\langle g, X_{s} \rangle\right) \left(\left\langle \frac{g''}{2}, X_{s} \right\rangle\right) \\ &+ \gamma \left[\left\langle g'', X_{s} \right\rangle M_{2}(X_{s}) - 2\left\langle g' \times \operatorname{id}, X_{s} \right\rangle\right] \right) \operatorname{d}s \\ &- \gamma \int_{0}^{t} F''\left(\langle g, X_{s} \rangle\right) \left[\left(\left\langle g^{2}, X_{s} \right\rangle - \langle g, X_{s} \rangle^{2}\right) \\ &+ \left\langle g', X_{s} \right\rangle^{2} M_{2}\left(X_{s}\right) - 2\left\langle g', X_{s} \right\rangle \langle g \times \operatorname{id}, X_{s} \rangle\right] \operatorname{d}s \end{split}$$

est une \mathbb{P}_{μ} -martingale.

Contexte biologique

→ Les termes en bleu décrivent les effets dûs au recentrage.

(3)(a) Processus de FLEMING-VIOT - Existence (3/3)

Théorème [Existence]

Pour tout $\mu \in \mathcal{M}_1^{c,2}(\mathbb{R})$, il existe une probabilité $\mathbb{P}_{\mu} \in \mathcal{M}_1\left(\widetilde{\Omega}\right)$ vérifiant $(\blacklozenge \blacklozenge)$.

Intuitions de preuve

(3)(a) Éléments de preuve pour l'existence (1/4)

- → Basée sur le problème de martingale (♦)
 - (0) On considère $Z_t := \tau_{-\langle id, Y_t \rangle} \sharp Y_t$. \leadsto **Objectif.** Montrer que la loi de $(Z_t)_{t \ge 0}$ est solution de $(\spadesuit \spadesuit)$.
 - (1) Décomposition en semi-martingale de Doob de

$$F_g(Z_t) = F(\langle g, Z_t \rangle) = F(\langle g \circ \tau_{-\langle id, Y_t \rangle}, Y_t \rangle).$$

Attention! $F\left(\left\langle g \circ \tau_{-\langle id, Y_t \rangle}, Y_t \right\rangle\right)$ n'est pas de la forme $H\left(\left\langle h, Y_t \right\rangle\right)$ avec h **déterministe**.

(2) Suite de subdivisions $0 = t_0^n < t_1^n < \dots < t_{p_n}^n = T$ de [0,T] de pas tendant vers 0 telle que, pour $t \in [0,T]$:

$$F_{g}(Z_{t}) - F_{g}(Z_{0}) = \sum_{i=0}^{p_{n}-1} \left\{ F_{g}(Z_{t_{i+1} \wedge t}) - F_{g}(Z_{t_{i}^{n} \wedge t}) \right\}$$

$$= \sum_{i=1}^{p_{n}-1} \left\{ F\left(\left\langle g \circ \tau_{-\left\langle \operatorname{id}, Y_{t_{i+1} \wedge t}^{n} \right\rangle}, Y_{t_{i+1}^{n} \wedge t} \right\rangle \right) - F\left(\left\langle g \circ \tau_{-\left\langle \operatorname{id}, Y_{t_{i}^{n} \wedge t} \right\rangle}, Y_{t_{i}^{n} \wedge t} \right\rangle \right) \right\}.$$

(3) Développements asymptotiques.

$$F_g(Z_t) - F_g(Z_0) = \sum_{i=0}^{p_n-1} \left\{ (\mathbf{A})_i + (\mathbf{B})_i + O\left(\left| \left\langle \mathrm{id}, Y_{t_{i+1}^n \wedge t} - Y_{t_i^n \wedge t} \right\rangle \right|^3 + \sum_{k=0}^2 \left| \left\langle g^{(k)} \circ \tau_{-\left\langle \mathrm{id}, Y_{t_i^n \wedge t} \right\rangle}, Y_{t_{i+1}^n \wedge t} - Y_{t_i^n \wedge t} \right\rangle \right|^3 \right) \right\}$$

οù

Contexte biologique

$$\begin{split} (\mathbf{A})_{i} &= F'\left(\left\langle g \circ \tau_{-\left\langle \mathrm{id},Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle},Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle\right) \left\{\left\langle g \circ \tau_{-\left\langle \mathrm{id},Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle},Y_{t_{i+1}^{n}\wedge t} - Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle \\ &-\left\langle \mathrm{id},Y_{t_{i+1}^{n}\wedge t} - Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle \times \left[\left\langle g' \circ \tau_{-\left\langle \mathrm{id},Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle},Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle + \left\langle g' \circ \tau_{-\left\langle \mathrm{id},Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle},Y_{t_{i+1}^{n}\wedge t} - Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle\right] \\ &+\frac{1}{2}\left\langle \mathrm{id},Y_{t_{i+1}^{n}\wedge t} - Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle^{2}\left\langle g'' \circ \tau_{-\left\langle \mathrm{id},Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle},Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle\right\} \\ (\mathbf{B})_{i} &= \frac{F''\left(\left\langle g \circ \tau_{-\left\langle \mathrm{id},Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle},Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle\right)}{2}\left\{\left\langle g \circ \tau_{-\left\langle \mathrm{id},Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle},Y_{t_{i+1}^{n}\wedge t} - Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle^{2} \\ &+\left\langle \mathrm{id},Y_{t_{i+1}^{n}\wedge t} - Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle^{2}\left\langle g' \circ \tau_{-\left\langle \mathrm{id},Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle},Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle^{2} \\ &-2\left\langle g \circ \tau_{-\left\langle \mathrm{id},Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle},Y_{t_{i+1}^{n}\wedge t} - Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle\left\langle \mathrm{id},Y_{t_{i+1}^{n}\wedge t} - Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle\left\langle g' \circ \tau_{-\left\langle \mathrm{id},Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle},Y_{t_{i}^{n}\wedge t}\right\rangle\right\} \end{split}$$

(4) Décomposition en semi-martingale de Doob de $\langle id, Y_t - Y_s \rangle$.

Dans (\spadesuit) , $M^{\mathrm{id}}(g)$ est bien définie pour $g \in \mathscr{C}_b^2(\mathbb{R}, \mathbb{R})$.

 \longrightarrow **Extension**. Pour tout $k \in \mathbb{N}$, M^{id} (id^k) est bien définie.

Lemme

Contexte biologique

Pour tout $\nu \in \mathcal{M}_1^k(\mathbb{R})$,

$$M_t^{\mathrm{id}}\left(\mathrm{id}^k\right) := \left\langle \mathrm{id}^k, Y_t \right\rangle - \left\langle \mathrm{id}^k, Y_0 \right\rangle - \int_0^t \left\langle \frac{k(k-1)}{2} \mathrm{id}^{k-2}, Y_s \right\rangle \mathrm{d}s, \quad k \geqslant 2,$$

est une \mathbb{P}_{ν}^{FV} -martingale.

En particulier, les termes de la forme

$$\langle \operatorname{id}, Y_s - Y_{t^n \wedge t} \rangle = M_s^{\operatorname{id}}(\operatorname{id}) - M_{t^n \wedge t}^{\operatorname{id}}(\operatorname{id}), \qquad s \geqslant t_i^n \wedge t$$

font sens.

(5) Décomposition en semi-martingale de Doob de $\langle g^{(j)} \circ \tau_{-(\mathrm{id},Y_s)}, Y_t - Y_s \rangle, j \in \{0,1,2\}.$

$$\begin{split} M_{t_{i+1 \wedge t}^{\mathrm{id}}}^{\mathrm{id}}\left(g^{(j)} \circ \tau_{-\left\langle \mathrm{id}, Y_{t_{i}^{n} \wedge t} \right\rangle}\right) - M_{t_{i}^{n} \wedge t}^{\mathrm{id}}\left(g^{(j)} \circ \tau_{-\left\langle \mathrm{id}, Y_{t_{i}^{n} \wedge t} \right\rangle}\right) \\ \mathrm{avec}\ j \in \{0, 1, 2\} \end{split}$$

(5) Décomposition en semi-martingale de Doob de $\langle g^{(j)} \circ \tau_{-\langle \mathrm{id}, Y_s \rangle}, Y_t - Y_s \rangle, j \in \{0, 1, 2\}.$

$$M^{\operatorname{id}}_{t^n_{i+1 \wedge t}} \left(g^{(j)} \circ \tau \left\langle_{\operatorname{id}, Y_{t^n_i \wedge t}} \right\rangle \right) - M^{\operatorname{id}}_{t^n_i \wedge t} \left(g^{(j)} \circ \tau_{-\left\langle_{\operatorname{id}, Y_{t^n_i \wedge t}} \right\rangle} \right)$$

avec $j \in \{0, 1, 2\}$

(5) Décomposition en semi-martingale de Doob de $\langle q^{(j)} \circ \tau_{-\langle \mathrm{id}, Y_s \rangle}, Y_t - Y_s \rangle, j \in \{0, 1, 2\}.$

$$M^{\operatorname{id}}_{t^n_{i+1 \wedge t}}\left(g^{(j)} \circ \tau \xrightarrow{\left\langle \operatorname{id}, Y_{t^n_i \wedge t} \right\rangle}\right) = M^{\operatorname{id}}_{t^n_i \wedge t}\left(g^{(j)} \circ \tau \xrightarrow{\left\langle \operatorname{id}, Y_{t^n_i \wedge t} \right\rangle}\right)$$

avec $j \in \{0, 1, 2\}$

→ Probabilités régulières conditionnelles^[10,11]

^[10] IKEDA-WATANABE (1987) - [11] KARATZAS-SHREVE (1991)

(3)(a) Éléments de preuve pour l'existence (4/4)

(5) Décomposition en semi-martingale de Doob de $\langle g^{(j)} \circ \tau_{-\langle \mathrm{id}, Y_s \rangle}, Y_t - Y_s \rangle, j \in \{0, 1, 2\}.$

$$M^{\mathrm{id}}_{t^n_{i+1} \wedge t} \left(g^{(j)} \circ \tau_{-\left\langle \mathrm{id}, \omega_{\mid_{[0,t^n_i \wedge t]}} \right\rangle} \right) (\omega) - M^{\mathrm{id}}_{t^n_i \wedge t} \left(g^{(j)} \circ \tau_{-\left\langle \mathrm{id}, \omega_{\mid_{[0,t^n_i \wedge t]}} \right\rangle} \right) (\omega)$$

avec $j \in \{0, 1, 2\}$ qui sont des $\mathbb{P}(d\omega)$ —incréments de martingales sur Ω .

Probabilités régulières conditionnelles [10,11]

^[10] IKEDA-WATANABE (1987) - [11] KARATZAS-SHREVE (1991)

(5) Décomposition en semi-martingale de Doob de $\langle g^{(j)} \circ \tau_{-\langle id, Y_s \rangle}, Y_t - Y_s \rangle, j \in \{0, 1, 2\}.$

$$M^{\mathrm{id}}_{t^n_{i+1}\wedge t}\left(g^{(j)}\circ\tau_{-\left<\mathrm{id},\omega|_{[0,t^n_i\wedge t]}\right>}\right)(\omega)-M^{\mathrm{id}}_{t^n_i\wedge t}\left(g^{(j)}\circ\tau_{-\left<\mathrm{id},\omega|_{[0,t^n_i\wedge t]}\right>}\right)(\omega)$$

avec $j \in \{0, 1, 2\}$ qui sont des $\mathbb{P}(d\omega)$ —incréments de martingales sur Ω . \longrightarrow Probabilités régulières conditionnelles [10,11]

De plus, on a

Contexte biologique

Deplus, on a
$$\left\langle g^{(j)} \circ \tau_{-\left\langle \operatorname{id}, Y_{t_{i}^{n} \wedge t} \right\rangle}, Y_{t_{i+1}^{n} \wedge t} - Y_{t_{i}^{n} \wedge t} \right\rangle = \int_{t_{i}^{n} \wedge t}^{t_{i+1}^{n} \wedge t} \frac{1}{2} \left\langle g^{(j+2)} \circ \tau_{-\left\langle \operatorname{id}, Y_{t_{i}^{n} \wedge t} \right\rangle}, Y_{s} \right\rangle \mathrm{d}s \\ + M_{t_{i+1}^{n} \wedge t}^{\operatorname{id}} \left(g^{(j)} \circ \tau_{-\left\langle \operatorname{id}, Y_{t_{i}^{n} \wedge t} \right\rangle} \right) - M_{t_{i}^{n} \wedge t}^{\operatorname{id}} \left(g^{(j)} \circ \tau_{-\left\langle \operatorname{id}, Y_{t_{i}^{n} \wedge t} \right\rangle} \right).$$

[10] IKEDA-WATANABE (1987) - [11] KARATZAS-SHREVE (1991)

(3)(b) Processus de FLEMING-VIOT - Unicité

Théorème [Unicité]

Le problème de martingale du Fleming-Viot recentré ($\spadesuit \spadesuit$) admet une unique solution.

(3)(b) Processus de FLEMING-VIOT - Unicité

Théorème [Unicité]

Le problème de martingale du Fleming-Viot recentré ($\spadesuit \spadesuit$) admet une unique solution.

→ Méthode de dualité^[12,13,14]

[12] Dawson (1993) - [13] Etheridge (2000) - [14] Ethier-Kurtz (1987)

Éléments de preuve pour l'unicité (1/3)

Pour tout $n \in \mathbb{N}^*$, $\mu \in \mathcal{M}_1(\mathbb{R})$ et $f \in \mathscr{C}_b^2(\mathbb{R}^n, \mathbb{R})$

$$F(f,\mu) := \langle f, \mu^n \rangle = \int_{\mathbb{R}} \cdots \int_{\mathbb{R}} f(x_1, \dots, x_n) \mu(\mathrm{d}x_1) \dots \mu(\mathrm{d}x_n)$$
$$B^{(n)} f(x) := \frac{1}{2} \Delta f(x) - 2\gamma \left(\nabla f(x) \cdot \mathbf{1} \right) (x \cdot \mathbf{1}), \qquad x \in \mathbb{R}^n.$$

Le générateur de Fleming-Viot recentré \mathcal{L}_{FVc} appliqué aux fonctions $\mu \mapsto F(f, \mu)$ avec f fixé, vérifie :

$$\mathcal{L}_{FVc}F(f,\mu) = \left\langle B^{(n)}f,\mu^n \right\rangle + \gamma \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1\\j\neq i}}^n \left[\left\langle \Phi_{i,j}f,\mu^{n-1} \right\rangle - \left\langle f,\mu^n \right\rangle \right]$$

$$+ \gamma \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \left[\left\langle K_{i,j}f,\mu^{n+1} \right\rangle - \left\langle f,\mu^n \right\rangle \right] + \gamma n^2 \left\langle f,\mu^n \right\rangle$$

$$=: \widetilde{\mathcal{L}}_f^*F(f,\mu) + \gamma n^2 \left\langle f,\mu^n \right\rangle$$

Éléments de preuve pour l'unicité (1/3)

Le générateur de Fleming-Viot recentré \mathcal{L}_{FVc} appliqué aux fonctions $\mu \mapsto F(f, \mu)$ avec f fixé, vérifie :

$$\mathcal{L}_{FVc}F(f,\mu) = \left\langle B^{(n)}f,\mu^n \right\rangle + \gamma \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1\\j\neq i}}^n \left[\left\langle \Phi_{i,j}f,\mu^{n-1} \right\rangle - \left\langle f,\mu^n \right\rangle \right]$$

$$+ \gamma \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \left[\left\langle K_{i,j}f,\mu^{n+1} \right\rangle - \left\langle f,\mu^n \right\rangle \right] + \gamma n^2 \left\langle f,\mu^n \right\rangle$$

$$=: \widetilde{\mathcal{L}}_f^*F(f,\mu) + \gamma n^2 \left\langle f,\mu^n \right\rangle$$

où $\Phi_{i,j}: \mathscr{C}_b^2(\mathbb{R}^n, \mathbb{R}) \longrightarrow \mathscr{C}_b^2(\mathbb{R}^{n-1}, \mathbb{R})$ est l'application obtenue à partir de f en remplaçant x_i par x_i et en renumérotant les variables :

$$\Phi_{i,j}f(x_1,\ldots,x_{n-1}) = f(x_1,\ldots,x_{i-1},x_i,x_{i+1},\ldots,x_{j-1},x_i,x_j,x_{j+1},\ldots,x_{n-1}).$$

Éléments de preuve pour l'unicité (1/3)

Le générateur de Fleming-Viot recentré \mathcal{L}_{FVc} appliqué aux fonctions $\mu \mapsto F(f,\mu)$ avec f fixé, vérifie :

$$\mathcal{L}_{FVc}F(f,\mu) = \left\langle B^{(n)}f,\mu^n \right\rangle + \gamma \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1\\j\neq i}}^n \left[\left\langle \Phi_{i,j}f,\mu^{n-1} \right\rangle - \left\langle f,\mu^n \right\rangle \right]$$

$$+ \gamma \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \left[\left\langle K_{i,j}f,\mu^{n+1} \right\rangle - \left\langle f,\mu^n \right\rangle \right] + \gamma n^2 \left\langle f,\mu^n \right\rangle$$

$$=: \widetilde{\mathcal{L}}_f^{\star}F(f,\mu) + \gamma n^2 \left\langle f,\mu^n \right\rangle$$
où $K_{i,j}: \mathscr{C}_b^2(\mathbb{R}^n,\mathbb{R}) \longrightarrow \mathscr{C}_b^2(\mathbb{R}^{n+1},\mathbb{R})$ une application vérifiant
$$K_{i,j}f(x_1,\dots,x_n,x_{n+1}) := \partial_{i,j}^2f(x_1,\dots,x_n)x_{n+1}^2.$$

Éléments de preuve pour l'unicité (1/3)

Le générateur de Fleming-Viot recentré \mathcal{L}_{FVc} appliqué aux fonctions $\mu \mapsto F(f, \mu)$ avec f fixé, vérifie :

$$\mathcal{L}_{FVc}F(f,\mu) = \left\langle B^{(n)}f,\mu^n \right\rangle + \gamma \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1\\j\neq i}}^n \left[\left\langle \Phi_{i,j}f,\mu^{n-1} \right\rangle - \left\langle f,\mu^n \right\rangle \right]$$

$$+ \gamma \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \left[\left\langle K_{i,j}f,\mu^{n+1} \right\rangle - \left\langle f,\mu^n \right\rangle \right] + \gamma n^2 \left\langle f,\mu^n \right\rangle$$

$$=: \widetilde{\mathcal{L}}_f^*F(f,\mu) + \gamma n^2 \left\langle f,\mu^n \right\rangle$$

 \leadsto Suggère d'introduire un **processus dual** $(\xi_t)_{t \ge 0}$ [15,16]

^[15] ETHIER-KURTZ (1987) - [16] ETHIER-KURTZ (1993)

Eléments de preuve pour l'unicité (1/3)

Le générateur de Fleming-Viot recentré \mathcal{L}_{FVc} appliqué aux fonctions $\mu \mapsto F(f,\mu)$ avec f fixé, vérifie :

$$\mathcal{L}_{FVc}F(f,\mu) = \left\langle B^{(n)}f,\mu^n \right\rangle + \gamma \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1\\j \neq i}}^n \left[\left\langle \Phi_{i,j}f,\mu^{n-1} \right\rangle - \left\langle f,\mu^n \right\rangle \right]$$

$$+ \gamma \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \left[\left\langle K_{i,j}f,\mu^{n+1} \right\rangle - \left\langle f,\mu^n \right\rangle \right] + \gamma n^2 \left\langle f,\mu^n \right\rangle$$

$$=: \widetilde{\mathcal{L}}_f^{\star}F(f,\mu) + \gamma n^2 \left\langle f,\mu^n \right\rangle$$

 \rightarrow Suggère d'introduire un **processus dual** $(\xi_t)_{t>0}$ [15,16] et de prouver une relation de dualité de la forme:

$$\forall t \ge 0, \quad \mathbb{E}\left(\left\langle \xi_0, Z_t^{M(0)} \right\rangle\right) = \mathbb{E}\left(\left\langle \xi_t, Z_0^{M(t)} \right\rangle \exp\left(\gamma \int_0^t M^2(u) du\right)\right)$$

^[15] ETHIER-KURTZ (1987) - [16] ETHIER-KURTZ (1993)

Éléments de preuve pour l'unicité (1/3)

Le générateur de Fleming-Viot recentré \mathcal{L}_{FVc} appliqué aux fonctions $\mu \mapsto F(f,\mu)$ avec f fixé, vérifie :

$$\mathcal{L}_{FVc}F(f,\mu) = \left\langle B^{(n)}f,\mu^{n}\right\rangle + \gamma \sum_{i=1}^{n} \sum_{\substack{j=1\\j\neq i}}^{n} \left[\left\langle \Phi_{i,j}f,\mu^{n-1}\right\rangle - \left\langle f,\mu^{n}\right\rangle\right]$$

$$+ \gamma \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n} \left[\left\langle K_{i,j}f,\mu^{n+1}\right\rangle - \left\langle f,\mu^{n}\right\rangle\right] + \gamma n^{2} \left\langle f,\mu^{n}\right\rangle$$

$$=: \widetilde{\mathcal{L}}_{f}^{*}F(f,\mu) + \gamma n^{2} \left\langle f,\mu^{n}\right\rangle$$

Étape 1. Construction du processus dual. \blacksquare $(\xi_t)_{t\geq 0}$ saute

- pour tous i, j de $f \in \mathscr{C}_b^2(\mathbb{R}^n, \mathbb{R})$ vers $K_{i,j} f \in \mathscr{C}_b^2(\mathbb{R}^{n+1}, \mathbb{R})$ à taux γ
- pour tous $i \neq j$ de $f \in \mathcal{C}_b^2(\mathbb{R}^n, \mathbb{R})$ vers $\Phi_{i,j} f \in \mathcal{C}_b^2(\mathbb{R}^{n-1}, \mathbb{R})$ à taux γ .
- $(\xi_t)_{t\geqslant 0}$ évolue selon le semi-groupe $(T^{(n)}(t))_{t\geqslant 0}$ associé à $B^{(n)}$.

(3)(b) Éléments de preuve pour l'unicité (2/3)

Soit $M:=(M(t))_{t\geqslant 0}$ PNM de taux de transitions :

(1)
$$q_{n,n+1} = \gamma n^2$$
 (2) $q_{n,n-1} = \gamma n(n-1)$ (3) $q_{i,j} = 0$ sinon.

(3)(b) Eléments de preuve pour l'unicité (2/3)

Soit $M := (M(t))_{t \ge 0}$ PNM de taux de transitions :

(1)
$$q_{n,n+1} = \gamma n^2$$

(2)
$$q_{n,n-1}$$

(1)
$$q_{n,n+1} = \gamma n^2$$
 (2) $q_{n,n-1} = \gamma n(n-1)$ (3) $q_{i,j} = 0$ sinon.

Définition (Processus dual)

Contexte biologique

Pour tout $M(0) \in \mathbb{N}^*$, pour tout $\xi_0 \in \mathscr{C}_b^2(\mathbb{R}^{M(0)}, \mathbb{R})$,

$$\xi_{t} := T^{(M(\tau_{n}))} (t - \tau_{n}) \Gamma_{n} T^{(M(\tau_{n-1}))} (\tau_{n} - \tau_{n-1}) \Gamma_{n-1} \dots \Gamma_{1} T^{(M(0))} (\tau_{1}) \xi_{0},$$

$$\tau_{n} \leq t < \tau_{n+1}, \ n \in \mathbb{N},$$

- $où \bullet (\tau_n)_{n\in\mathbb{N}}$ est la suite des temps de sauts de M avec $\tau_0=0$
- $(\Gamma_n)_{n\in\mathbb{N}}$ est une suite d'opérateur aléatoire vérifiant

$$\forall n \in \mathbb{N}^*, \forall i \neq j, \quad \mathbb{P}\left(\Gamma_k = \Phi_{i,j} \mid M\right) = \frac{1}{n^2 + n(n-1)}$$

$$sur\left\{M\left(\tau_{k}^{-}\right)=n,M\left(\tau_{k}\right)=n-1\right\},\ et$$

$$\forall n \in \mathbb{N}^{\star}, \forall i, j, \quad \mathbb{P}\left(\Gamma_k = K_{i,j} \mid M\right) = \frac{1}{n^2 + n(n-1)},$$

$$sur\left\{M\left(\tau_{k}^{-}\right)=n,M\left(\tau_{k}\right)=n+1\right\}.$$

(3)(b) Éléments de preuve pour l'unicité (3/3)

Étape 2. Relation de dualité affaiblie. Pour tout $k \in \mathbb{N}$, on introduit le temps d'arrêt

$$\theta_k := \inf \Big\{ t \geqslant 0 \; \Big| \; M(t) \geqslant k \quad \text{ou} \quad \exists s \in [0,t], \; \Big\langle \xi_s, Z_{t-s}^{M(s)} \Big\rangle \geqslant k \Big\}.$$

Théorème [Identité de dualité affaiblie]

Soit $(Z_t)_{t\geqslant 0}$ dont la loi \mathbb{P}_{μ} est solution au problème de martingale $(\blacklozenge \blacklozenge)$. Soit $(\xi_t)_{t\geqslant 0}$ défini comme ci-dessus, construit sur le même espace de probabilité que $(Z_t)_{t\geqslant 0}$, et indépendant de $(Z_t)_{t\geqslant 0}$.

On a l'identité de dualité affaiblie: pour tout $k \in \mathbb{N}$, pour tout temps d'arrêt θ tel que $\theta \leqslant \theta_k$,

$$\begin{aligned} \forall t \geqslant 0, \quad \mathbb{E}_{(\mu,\xi_0)} \left(\left\langle \xi_0, Z_{t \wedge \theta}^{M(0)} \right\rangle \right) \\ &= \mathbb{E}_{(\mu,\xi_0)} \left(\left\langle \xi_{t \wedge \theta}, Z_0^{M(t \wedge \theta)} \right\rangle \exp \left(\gamma \int_0^{t \wedge \theta} M^2(u) \mathrm{d}u \right) \right). \end{aligned}$$

(3)(c) Ergodicité

Contexte biologique

- (1) Processus de Moran Généalogie de Kingman^[17,18]
- \bullet Processus de Moran neutre à N individus : $\left(Y_{t}^{N}\right)_{t \geq 0}$
- \bullet Généalogie associée : $N-{\rm coalescent}$ de Kingman
- Construction de deux versions : $\left(\widetilde{Y}_t^{N,\mu}\right)_{t\geqslant 0}$ resp. $\left(\widetilde{Y}_t^{N,\nu}\right)_{t\geqslant 0}$
- \leadsto Construction de leur recentrage associé : $\left(\widetilde{Z}_t^{N,\mu}\right)_{t\geqslant 0}$ resp. $\left(\widetilde{Z}_t^{N,\nu}\right)_{t\geqslant 0}$
- (2) Résultats

Théorème [Ergodicité du processus particulaire recentré sans sélection]

Soient $\mu, \nu \in \mathcal{M}^2_1(\mathbb{R})$. Il existe une constante C(N) telle que

$$\left\| \mathcal{L}_{\mu} \left(Z_{T}^{N} \right) - \mathcal{L}_{\nu} \left(Z_{T}^{N} \right) \right\|_{VT} \leqslant C(N) e^{-T}.$$

[17] ETHERIDGE (2011) - [18] N. BERESTYCKI (2009)

Merci!

Merci de votre attention!