

Cette thèse intitulée :

## **Persistence en environnements fluctuants**

présentée par :

**Kolawolé Akansa Sourou ATCHADÉ**

en vue de l'obtention du grade de  
Philosophiæ Doctor (Ph.D.)  
en mathématiques

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

Prof. Michel BENAÏM,	directeur de thèse
Prof. Felix SCHLENK,	rapporteur
Dr. Laurent LEHMANN,	rapporteur
Prof. Christian MAZZA,	rapporteur (Fribourg)
Dr. Olivier LEVÊQUE,	rapporteur (EPFL)

Thèse acceptée le : 18 janvier 2011.



## IMPRIMATUR POUR LA THESE

### Persistence in fluctuating environments

**Kolawolé Akansa Sourou ATCHADE**

---

UNIVERSITE DE NEUCHATEL

FACULTE DES SCIENCES

La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel,  
sur le rapport des membres du jury

MM. M. Benaïm (directeur de thèse), L. Lehmann, F. Schlenk,  
C. Mazza (Université de Fribourg) et O. Lévêque (EPF Lausanne)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 27 janvier 2011

Le doyen :  
P. Kropf





## RÉSUMÉ

**Mots clés :** *persistance, environnements fluctuants, taux d'invasion, probabilité invariante, probabilité ergodique, modèle itératif, processus de diffusion, équation aux différences stochastiques, équations différentielles stochastiques, dynamique stochastique du réplicateur, modèle de loterie, effet de stockage, dynamique discrète de Lotka-Volterra.*

**Keywords:** *persistence, fluctuating environments, invasion rate, invariant probability measure, ergodic probability measure, iterative models, diffusion process, stochastic difference equations, stochastic differential equations, stochastic replicator dynamic, lottery models, storage effect, discrete Lotka-Volterra dynamics.*

**A** Fin de mieux comprendre comment les facteurs biotiques et les fluctuations de l'environnement influent sur le maintien de la diversité des espèces dans une population, nous développons une théorie mathématique de la coexistence. Cette théorie est l'extension aux équations aux différences et différentielles stochastiques de la théorie non-linéaire de la permanence. Notre condition de coexistence des espèces exige l'existence d'une combinaison linéaire convexe strictement positive des taux d'invasion par rapport à toute mesure ergodique. Les mesures ergodiques sont à support dans l'ensemble des états d'extinction. Ici, un taux d'invasion par rapport à une mesure invariante correspond à la moyenne, relativement à cette mesure, du taux de croissance moyen par individu. De plus, sous une hypothèse appropriée d'irréductibilité (accessibilité en temps discret et non-dégénérescence en temps continu), nous prouvons que la loi du vecteur composé des fréquences des différentes espèces de la population converge vers l'unique probabilité ergodique de la dynamique. En outre, notre condition de persistance est robuste aux perturbations des fonctions du modèle. En utilisant cette théorie, nous prouvons que :

- (i) les fluctuations stochastiques de l'environnement modifient la coexistence dans les communautés pierre-feuille-ciseaux en fonction des corrélations entre les taux démographiques interspécifiques,

- (ii) la variation stochastique des taux de mortalité n'a pas d'influence pour les communautés à temps discret de Lotka-Volterra, et
- (iii) les contraintes aléatoires peuvent promouvoir la diversité génétique en présence d'interactions d'exploitation.

## ABSTRACT

**Keywords:** persistence, fluctuating environments, invasion rate, invariant probability measure, ergodic probability measure, iterative models, diffusion process, stochastic difference equations, stochastic differential equations, stochastic replicator dynamic, lottery models, storage effect, discrete Lotka-Volterra dynamics.

**T**O understand better how biotic factors and environmental fluctuations affect the maintenance of species diversity in a population, we develop a mathematical theory of coexistence, extending non-linear theory of permanence to stochastic difference and differential equations. Our condition for species coexistence requires that there is a fixed weight vector such that the associated linear convex combination of invasion rate of any ergodic measure is positive. This ergodic measure is supported by extinction states. Here, an invasion rate of invariant measure corresponds to an average per-capita growth rate along this measure. Moreover, under a suitable assumption of irreducibility (accessibility in discrete time and non-degeneracy in continuous time), we show that the law of the density vector of different species converges to the unique ergodic probability measure of the dynamic. Moreover, our condition of persistence is robust to perturbations of model functions. Using this theory, we prove that:

- (i) the stochastic fluctuations of the environment alter coexistence in rock-paper-scissors communities depending on correlations between inter-specific demographic rates,
- (ii) stochastic variations in mortality rates have no effect on the coexistence criteria for discrete-time Lotka-Volterra communities, and
- (iii) random forcing can promote genetic diversity in the presence of exploitative interactions.



## TABLE DES MATIÈRES

<b>RÉSUMÉ</b>	<b>v</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>vii</b>
<b>TABLE DES MATIÈRES</b>	<b>ix</b>
<b>LISTE DES TABLEAUX</b>	<b>xi</b>
<b>LISTE DES FIGURES</b>	<b>xiii</b>
<b>REMERCIEMENTS</b>	<b>xv</b>
<b>DÉDICACE</b>	<b>xvii</b>
<b>AVANT-PROPOS</b>	<b>xix</b>
<b>LISTE DES SIGLES ET NOTATIONS</b>	<b>xxi</b>
<b>INTRODUCTION</b>	<b>1</b>
0.1 Préliminaires et notions de base	8
0.2 Processus stochastiques et Martingales	13
0.2.1 Processus stochastiques	13
0.2.2 Martingales	14
0.3 Chaînes et Processus de Markov	15
0.3.1 Chaînes de Markov	15
0.3.2 Processus de Markov	20
0.4 Invariance et ergodicité	27
<b>CHAPITRE 1 : MODÈLE À TEMPS DISCRET ET PERSISTANCE</b>	<b>33</b>
1.1 Le modèle itératif	33
1.2 Taux d'invasion	34
1.3 Persistance	42
1.4 Persistance robuste	55

<b>CHAPITRE 2 :    PROCESSUS DE DIFFUSION ET PERSISTANCE</b>	<b>59</b>
2.1    Le modèle de diffusion . . . . .	59
2.2    Persistence . . . . .	62
2.3    Persistence robuste . . . . .	68
<b>CHAPITRE 3 :    APPLICATIONS . . . . .</b>	<b>73</b>
3.1    Modèle de loterie . . . . .	73
3.1.1    Généralités . . . . .	73
3.1.2    Modèle de loterie de deux espèces . . . . .	77
3.1.3    Modèle de loterie de type pierre-feuille-ciseaux . . . . .	80
3.2    Modèle de Lotka-Volterra . . . . .	85
3.3    Modèle du répliqueur . . . . .	89
3.3.1    Généralités . . . . .	89
3.3.2 <i>d.s.r.</i> , le cas de deux espèces . . . . .	91
3.3.3 <i>d.s.r.</i> , un cas de trois espèces . . . . .	94
<b>DISCUSSION ET PERSPECTIVES . . . . .</b>	<b>107</b>
<b>Bibliographie . . . . .</b>	<b>111</b>
<b>Index . . . . .</b>	<b>118</b>

## LISTE DES TABLEAUX

3.1	Taux d'invasion dans le modèle de loterie de 2 espèces . . . . .	77
3.2	Taux d'invasion dans le modèle de loterie de type <i>p.-f.-c.</i> . . . . .	82
3.3	Taux d'invasion dans la <i>d.s.r.</i> de 2 espèces . . . . .	91
3.4	Taux d'invasion dans la <i>d.s.r.</i> de 3 espèces, $c_3 < K_{31} < c_1$ . . . . .	100
3.5	Signes des taux d'invasion sous la condition $\lambda_2(v_2) > 0$ . . . . .	101
3.6	Signes des taux d'invasion sous la condition $c_1 < K_{31} < c_3$ . . . . .	101
3.7	Signes des taux d'invasion sous la condition $c_1, c_3 < K_{31}$ . . . . .	102
3.8	Signes des taux d'invasion dans la <i>d.s.r.</i> de type <i>p.-f.-c.</i> . . . . .	102



## LISTE DES FIGURES

1.1	L'ensemble $\mathbf{S}^{3,\eta}$ . . . . .	41
1.2	Le $\eta$ -bord : $\mathbf{S}_\eta$ . . . . .	43
3.1	Dynamique <i>p.-f.-c.</i> . . . . .	81
3.2	<i>d.s.r.</i> sur $\Delta_o$ sous la condition $c_1, c_3 < K_{31}$ . . . . .	102



## REMERCIEMENTS

Mes seules inquiétudes au moment d'écrire ces mots sont celles d'oublier certaines personnes ou de ne pas trouver les mots justes pour remercier tous ceux, qui de près ou de loin ont contribué à la réalisation de ce travail. La vie est un large réseau de compensation, faite d'une succession de rencontres plus ou moins délicieuses. J'ai eu l'énorme chance de rencontrer une majorité d'êtres humains extraordinaires, au contact desquels j'ai énormément appris. Une thèse est d'abord une expérience humaine avant d'être un défi intellectuel. J'ai la conviction, toute prétention mise à part, de n'avoir pas trop mal réussi cette expérience humaine. Quant au défi scientifique, je vous laisse en juger.

Dans un premier temps je voudrais remercier mon directeur de thèse, Michel Benaïm, qui de mon point de vue est un vulgarisateur hors pair, doté d'une intuition admirable. À sa suite, j'adresse un grand merci aux membres de mon jury de thèse, Laurent Lehmann, Felix Schlenk, Christian Mazza et Olivier Levêque. Je suis conscient que je ne vous ai pas ménagé, et je tiens donc à vous signifier ma reconnaissance pour vos remarques et critiques scientifiques. Et à Sebastian Schreiber, j'adresse ma gratitude. Il fût avec mon directeur de thèse, l'inspirateur de ce sujet.

Jamais je n'oublierai celui que je considère comme l'incitateur de ce travail de recherche, Benjamin Bergé. Il m'a donné l'opportunité d'aimer le calcul d'Itô et m'a ouvert les premières portes du monde stochastique. Et que dire de mon amie et complice Aline Kurtzmann, sans qui j'aurais sans doute eu d'énormes difficultés à poser mes premiers pas sur le bon chemin. Par ces quelques mots je voudrais t'exprimer toute mon amitié et le plaisir que j'ai eu à partager le bureau B209 avec toi.

Ai-je besoin de dire merci à Huang Yan, certainement, mais ces lignes n'y suffiraient pas, celles de mon cœur y aideraient sans doute. L'aboutissement de ma thèse doit sans aucun doute beaucoup à ton soutien qui me pousse sans cesse à dépasser mes limites.

Mes amis, que dis-je mes familles, oui j'en ai plusieurs : Basile et Marguerite Atchadé, Sèmako, Dotou et Djidjoho ; Hugues André G. Ibata ; Hélène Lucie M. De Vargas, Nicola Di Pinto, Renaud et Luca ; Jean-Pierre et Jacqueline Roth, Nicola, Sacha, Grégory ; Muriel F. Heistercamp ; je vous aime tant.

Je fais aussi un clin d'œil à mes fidèles compagnons d'épopée, Olivier Isely, Daniel Bernardès, Alexandre Girouard (l'homme vrai), David Ginsbourger. Dans cette aventure nous avons développé des liens privilégiés, qui très souvent m'ont permis de remonter les pentes de cet épineux parcours.

Merci à mes amis, collègues et professeurs, Bruno Colbois, Paul Jolissaint, Alain Valette, Olivier Besson, Christine Matile, Régis Straubhaar, Dorothée C. Müller, Mathieu Faure, Dennis Dreesen, Béatrice De Tilière, Florent Baudier, Bastien Marmet, David E. Frenkel, Cédric Boutillier, Mariah Paula Gomez-Aparicio, Lionel Nguyen Van Thé, Asma Hassannezhad, Constantin Vernicos, Régis Z. Houssou, Souleymane Doucouré, Agnès Gabled, Raphaël Wullschleger, Soyoun Moon, Erwan Hillion, Marie-Amélie Lawn, Antoine Gournay, etc. Vos encouragements et conseils ont une valeur inestimable. J'espère que nous conserverons toujours cette relation exceptionnelle, qui fait de notre cadre de travail un endroit où il fait bon se retrouver. J'adresse une mention spéciale à tous ceux qui ont été les aimables correcteurs de ce manuscrit.

Enfin, à mes étudiants, amis et connaissances de tout horizon, que je ne nomme pas explicitement, merci pour votre soutien.

谢谢, 我爱你们所有人。  
(xièxiè, wǒ ài nǐmen suǒyǒu rén)

## DÉDICACE

À ma mère,  
cette femme extraordinaire  
qui aura tout sacrifié  
pour que ces enfants  
au bout de nos rêves,  
se rendent.

« La vie est un large réseau de compensation. »

KOLAWOLÉ A. S. ATCHADÉ

---

### **Éloge de la diarrhée**

Passé à la pharmacie pour trouver placardé sur la porte vitrée un morceau de carton où c'est écrit « fermée pour cause de décès ». Cette diarrhée m'a tenu toute la nuit en alerte. Je n'arrêtais pas de chier, encore étonné de constater qu'un ventre pouvait en contenir autant. Hier, j'avais pris un jus de fruit dans une gogouette sur mon chemin, juste pour me prouver que j'étais toujours l'enfant du pays. Le nationalisme peut abuser mon esprit, mais pas mes intestins.

Le jeune pharmacien aux mains glacées m'a recommandé du buscopan et de l'amoxicilline à prendre trois fois par jour. J'achète, à côté, une bouteille d'eau afin de commencer tout de suite la médication.

Je cours aux toilettes de l'hôtel, me mets à mon aise car ça risque d'être long ...

---

DANY LAFFERIÈRE : L'énigme du retour

## **AVANT-PROPOS**

Ce travail est le fruit d'une collaboration avec Michel Benaïm (Institut de Mathématiques, Université de Neuchâtel, Neuchâtel, Switzerland) et Sebastian J. Schreiber (Department of Evolution and Ecology and the Center for Population Biology, University of California, Davis, CA 95616, USA). Il a donné lieu à la publication "Persistence in fluctuating environments" du 08 Juin 2010 dans "Journal of Mathematical Biology". Cet article est accessible à l'adresse : <http://www.springerlink.com/content/g073035754n5n128/fulltext.pdf>.



## LISTE DES SIGLES ET NOTATIONS

<i>c.-à-d.</i>	c'est-à-dire
Chap.	chapitre
Cor.	corollaire
<i>d.s.r.</i>	dynamique stochastique du réplicateur
<i>e.d.s.</i>	equation différentielle stochastique
<i>i.i.d.</i>	indépendants et identiquement distribués
<i>p.-f.-c.</i>	pierre-feuille-ciseaux
p.p.	presque partout
Prop.	proposition
p.s.	presque sûrement
p.t.	presque tout
<i>resp.</i>	respectivement
<i>s.b.</i>	stochastic boundedness
Thm.	théorème
<i>v.p.e.</i>	voir par exemple
◆, ■, ■	fin des environnements principaux
◇, □	fin des environnements secondaires

$\mathbf{N}, \mathbf{Q}$	ensemble des entiers naturels, corps des nombres rationnels
$\mathbf{R}$	corps des nombres réels
$\mathbf{T}$	ensembles des indices $\mathbf{N}$ ou $\mathbf{R}$
$\mathbf{E}$	espace générique
$\mathbf{d}$	entier naturel supérieur ou égal à 1
$\mathbf{S}$	espace d'états, sous-ensemble de $\mathbf{R}^{\mathbf{d}}$
$\mathbf{S}_o$	ensemble des états d'extinction
$\mathbf{S}^+$	ensemble des états strictement positifs
$\Delta = \Delta_{\mathbf{d}}$	simplexe unité de dimension $\mathbf{d} - 1$
$\Delta_o, \Delta^i$	bord et intérieur de $\Delta$
$(\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P})$	espace probabilisé
$\mathcal{S}, \mathcal{F}, \mathcal{E}, \mathcal{G}$	tribus (sigma-algèbre)
$\mathcal{B}(\mathbf{S})$	tribu borélienne de l'espace topologique $\mathbf{S}$
$\sigma(X)$	tribu engendrée par la variable aléatoire $X$
$\mathcal{F}_t^X, \mathcal{F}_\infty^X$	tribu engendrée <i>resp.</i> par les variables $X_s, s \leq t, X_s, s \geq 0$
$\mathcal{M}(\mathbf{S})$	espace des fonctions mesurables sur $\mathbf{S}$
$\mathcal{M}(\mathbf{S})^+$	espace des fonctions mesurables positives sur $\mathbf{S}$
$\mathcal{M}_b(\mathbf{S})$	espace des fonctions mesurables et bornées sur $\mathbf{S}$
$\mathcal{C}_b(\mathbf{S})$	espace des fonctions mesurables, continues et bornées sur $\mathbf{S}$
$\mathcal{C}^2(\mathbf{S})$	espace des fonctions continues et à dérivée continue sur $\mathbf{S}$
$\mathbf{M}(\mathbf{S})$	espace vectoriel des mesures signées et finies sur $\mathbf{S}$
$\mathbf{M}_1(\mathbf{S})$	espace des probabilités sur $\mathbf{S}$
$\mathbf{M}_1^{\text{inv}}(\mathbf{S})$	espace des probabilités invariantes sur $\mathbf{S}$
$\mathbf{M}_1^{\text{erg}}(\mathbf{S})$	espace des probabilités ergodiques sur $\mathbf{S}$
$\mathcal{L}_1(\mu)$	espace des fonctions $\mu$ -intégrables sur $\mathbf{S}$
$X, Y, Z,$	processus aléatoires à valeurs dans $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$
$\xi_n, \alpha, \beta, \gamma$	variables aléatoires à valeurs dans $(\mathbf{E}, \mathcal{E})$
$\mathcal{W}$	mouvement brownien
$\mu, \nu$	mesure de probabilité sur $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$
$\text{supp}(\mu)$	ensemble des espèces <i>supportées</i> par la mesure invariante $\mu$
$m$	probabilité sur $(\mathbf{E}, \mathcal{E})$ , loi de $\xi_n$

$\delta_x$	mesure de Dirac en $x$
$\pi_t$	mesure empirique d'occupation
$\ x\ $	norme euclidienne du vecteur $x$
$\ f\ _\infty$	norme sup de la fonction $f$
$\ \mu\ _{vt}$	norme en variation totale de la mesure $\mu$
$\longrightarrow$	converge vers
$\xrightarrow{vt}$	convergence en variation totale
$\xrightarrow{fbr}$	convergence faible des mesures
$\mathbb{P}, \mathbb{E}$	probabilité et espérance mathématiques
$\mathbb{P}(\cdot \cdot), \mathbb{E}[\cdot \cdot]$	probabilité et espérance conditionnelles
$\mathbb{P}^x, \mathbb{E}^x$	probabilité et espérance sous la loi initiale $\delta_x$
$\mathbb{P}^\mu, \mathbb{E}^\mu$	probabilité et espérance sous la loi initiale $\mu$
$P(x, B), P(t, x, B)$	probabilité et fonction de transition
$P^n(x, B)$	probabilité de transition à $n$ pas
$\mathcal{P}^n, \mathcal{P}_t^n$	opérateur de transition
$\mathcal{L}, \mathcal{A}$	générateur infinitésimal, opérateur de diffusion
$\theta_t$	fonction de décalage
$\langle X \rangle, \langle X, Y \rangle$	variation et covariation quadratique
$\mathbb{1}_A$	fonction indicatrice du mesurable $A$
$A^c$	complémentaire de l'ensemble $A$
$\bar{A}$	adhérence de l'ensemble $A$
$A \setminus B$	$A$ privé de $B$
$u * v$	produit d'Hadamard des vecteurs $u$ et $v$
$(u, v)$	produit scalaire des vecteurs $u$ et $v$
$a \cdot b$	produit matriciel usuel
$a_i^j, a^t$	élément $i, j$ de la matrice $a$ , transposée de la matrice $a$
$\text{Trace}(a)$	trace de la matrice $a$
$\nabla \phi$	gradient de la fonction $\phi$
$\text{Hes} \phi$	hessienne de la fonction $\phi$
$\text{Jac} \phi$	jacobien de la fonction $\phi$
$a \gg b$	$a$ largement supérieur à $b$



## INTRODUCTION

Lorsque plusieurs individus<sup>1</sup> interagissent dans une même population, la coexistence est une question importante à laquelle les biologistes des populations et les écologistes se sont de tout temps attachés à répondre, voir par exemple Volterra (1931), Holt (1977), Pake et Venable (1995), Kelly et Browler (2002) et les références bibliographiques qui suivent. Cette question est d'autant plus cruciale, qu'elle soulève le problème du maintien de la diversité et de la richesse génétique, comme l'observent Gillespie (1973), Connell (1978), Chesson et Warner (1981), Turelli (1981), Chesson (1994), Tilman (1994), Ellner et Sasaki (1996), Abrams et al. (1998), Bjørnstad et Grenfell (2001), Chesson et Kuang (2008).

Un des modèles mathématiques les plus fréquemment utilisés dans la représentation de ces interactions est le système d'équations différentielles ordinaires sur le cône positif  $\mathbf{R}_+^{\mathbf{d}}$  de  $\mathbf{R}^{\mathbf{d}}$

$$\dot{x}_i = x_i f_i(x) = F_i(x), \quad i = 1, \dots, \mathbf{d} \quad (1)$$

où  $x = (x_1, \dots, x_{\mathbf{d}})^{\mathbf{t}}$  et  $f = (f_1, \dots, f_{\mathbf{d}})$  est le vecteur des taux de croissance par individu. Le champ vectoriel  $f$  est choisi assez lisse pour garantir l'unicité de la solution du problème à valeur initiale. Ce système laisse invariant le cône positif  $\mathbf{R}_+^{\mathbf{d}}$  (les tailles de populations doivent rester positives), mais également les faces  $x_i = 0$  (pas de génération spontanée). En dynamique des populations, la question légitime de la persistance se pose alors en ces termes : telle ou telle espèce sera-t-elle présente indéfiniment dans l'écosystème ? Il est néanmoins clair que  $x_i(t) > 0, \forall t$  n'est pas une réponse viable puisque  $x_i(t)$  peut tendre vers 0 et rester strictement positif pour tout  $t$ . Génériquement, le système sera qualifié de persistant si toute solution issue d'un état initial strictement positif<sup>2</sup> n'approche pas le bord  $\partial\mathbf{R}_+^{\mathbf{d}}$  du cône po-

---

1. Le terme individu est générique et peut représenter une plante, un animal, une particule virale, une bactérie, un phénotype, ...

2. En toute généralité, l'ensemble des états sera le simplexe unité  $\Delta$  de dimension  $\mathbf{d} - 1$  de  $\mathbf{R}^{\mathbf{d}}$ . Son bord  $\Delta_o$ , nommé ensemble des états d'extinction, est l'ensemble des états dans lesquels une au moins des espèces est absente. Un état strictement positif est alors un état dans lequel toutes les espèces sont représentées en quantité strictement positive.

sitif  $\mathbf{R}_+^{\mathbf{d}}$  lorsque  $t$  tend vers l'infini. Et cette notion a remplacé celle précédemment utilisée, mais plus restrictive, d'existence d'un équilibre global asymptotiquement stable (attracteur). Plusieurs définitions plus précises de la coexistence en terme de persistance ont été données au cours des années 80 : pour tout état initial strictement positif,

(pf) persistance faible, voir par exemple Gard et Hallam (1979), Gard (1980 ; 1982)

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \min_{1 \leq i \leq \mathbf{d}} \{x_i(t)\} > 0,$$

(p) persistance, voir par exemple Freedman et Waltman (1984 ; 1985)

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} \{x_i(t)\} > 0, \quad \forall i = 1, \dots, \mathbf{d}$$

(pu) persistance uniforme (encore appelée coopération ou permanence), voir par exemple Hofbauer (1981), Hofbauer et So (1989)

$$\exists \eta > 0 \mid \liminf_{t \rightarrow \infty} \{x_i(t)\} > \eta, \quad \forall i = 1, \dots, \mathbf{d}$$

Il est clair que (pu)  $\implies$  (p)  $\implies$  (pf). L'évolution de la définition de la persistance a découlé de la nécessité d'englober des écosystèmes où la coexistence avaient lieu sans que les hypothèses assurant la persistance mathématique ne soient vérifiées.

Deux facteurs interférents sont essentiellement en cause pour qu'il y ait coexistence :

- (i) d'une part, les facteurs biotiques tels que les taux de mortalité et de natalité, les bénéfices résultants des interactions intraspécifiques et/ou interspécifiques, ...
- (ii) et d'autre part, les facteurs environnementaux fluctuants tels que la nature du terrain, la disponibilité des ressources nutritionnelles, la température, le climat, ...

Ces deux facteurs contribuent simultanément à entraver ou à maintenir la coexistence à long terme des différentes espèces dans la population. Par exemple, l'analyse

---

des versions linéaires des systèmes d'équations de compétition de Lotka-Volterra, basée sur les conclusions de la théorie de l'équilibre, tend à dire que les variations environnementales ne permettent pas la coexistence des espèces en compétition, voir May (1973 ; 1974b ;a). Cet auteur prouve en substance que deux espèces coexistent s'il existe un équilibre stable avec présence en proportion strictement positive des deux espèces. Par contre, Hutchinson (1961) affirme qu'il n'est pas nécessaire qu'il y ait un tel équilibre stable pour parvenir à la coexistence : il suffit que les fluctuations de l'environnement soient assez fréquentes pour changer le niveau de compétition avant l'extinction d'une espèce pour que celle-ci puisse se rétablir et se maintenir dans la population. De nombreux autres exemples dans la littérature conduisent aux mêmes observations, voir par exemple Holt et al. (1994), Gillespie et Guess (1978), Chesson et Warner (1981), Chesson et Kuang (2008).

Une méthode appropriée d'identification des mécanismes qui gouvernent la persistance est le développement et l'analyse des modèles d'équations aux différences et différentielles stochastiques. Ces équations sont l'un des meilleurs outils mathématiques pour modéliser les fluctuations de l'environnement. Les deux facteurs précédents sont pris en compte en considérant des taux de croissance stochastiques. L'équation (1) s'écrit alors

- (i) dans le cas des équations aux différences stochastiques

$$X_{n+1}^i = X_n^i f_i(X_n, \xi_{n+1}), \quad 1 = 1, \dots, \mathbf{d} \quad (2)$$

où  $\xi_n, n \geq 1$  sont des variables aléatoires indépendantes et identiquement distribuées (*i.i.d.*) définies sur un espace probabilisé  $(\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P})$ , et indépendantes de l'état initial  $X_0$  de la population,

- (ii) dans le cas des équations différentielles stochastiques

$$dX_t^i = X_t^i (f_i(X_t) dt + \vartheta_i(X_t) \cdot d\mathcal{W}_t), \quad 1 = 1, \dots, \mathbf{d} \quad (3)$$

où  $\mathcal{W}_t$  est un mouvement brownien.

Ces équations stochastiques permettent l'analyse du comportement asymptotique

de la loi de probabilité des fréquences des espèces de la population, voir à titre d'exemples Kimura (1964), May (1974c), Slatkin (1978), Turelli (1977; 1981), Chesson (1982), Gard (1984), Ellner (1984), Chesson et Ellner (1989), Gyllenberg et al (1994), Schreiber (2007), Benaïm et al. (2008), Hofbauer et Imhof (2009), Hofbauer et Schreiber (2010). En outre pour l'équation (2), Turelli (1977), Gard (1984), Chesson et Ellner (1989) ont élaboré une approche intuitive du problème de la coexistence en tenant compte des taux de croissance moyens (espérés) par individu des espèces rares

$$\lambda_i(x) = \mathbb{E} [\log f_i(x, \xi_1)].$$

Lorsque ce taux de croissance est strictement positif pour une espèce donnée, celle-ci peut croître et envahir le système. Pour les interactions entre deux espèces, on s'attend alors à ce que la coexistence soit assurée si chaque espèce rare peut envahir le système pendant que l'autre espèce est commune. Ainsi, Gard (1984) et Chesson et Ellner (1989) ont montré que lors d'interactions proies-prédateurs et d'interactions compétitives, ce critère d'invasion mutuelle garantit la coexistence au sens de la minoration stochastique<sup>3</sup> (*s.b.* en abrégé). Une espèce est dite *s.b.* persistante si sa fréquence dans la population est minorée en loi par une variable aléatoire strictement positive. Autrement dit, si  $X_t^i$  désigne la fréquence des individus de l'espèce  $i$  au temps  $t$  dans la population, il existe une variable aléatoire  $U$  strictement positive telle que

$$\mathbb{P}(X_t^i > \eta) \geq \mathbb{P}(U > \eta), \forall \eta, t.$$

La distribution de  $X^i$  n'a pas nécessairement besoin de converger, mais elle doit rester bornée inférieurement par la distribution d'une variable aléatoire positive. Pour des interactions de plus de deux espèces, ce critère laisse supposer que la coexistence devrait se produire si toute espèce rare peut envahir n'importe quelle sous-communauté d'espèces en interaction. Étonnamment, ce critère est faux même pour

---

3. Le terme anglais exact est *stochastic boundedness*, en abrégé *s.b.*, que nous serions tentés de traduire par *bornitude stochastique* ! Par souci de clarté, nous conserverons l'abréviation anglaise originale *s.b.*.

---

des systèmes déterministes de trois espèces. May and Leonard (1975) ont montré par des simulations numériques que trois espèces dans une compétition de type pierre-feuille-ciseaux peuvent ne pas coexister malgré le fait que toutes les sous-communautés soient envahies par les espèces rares.

À partir de la fin des années 1970, se développe une théorie mathématique de la coexistence des modèles déterministes qui prend en compte des dynamiques du type pierre-feuille-ciseaux, voir par exemple Schuster et al. (1979), Hofbauer (1981), Butler et Waltman (1986), Hutson (1984 ; 1988), Hofbauer et So (1989), Hutson et Schmitt (1992), Jansen et Sigmund (1998), Garay et Hofbauer (2003), Hofbauer et Schreiber (2004), Schreiber (2000 ; 2006). Cette notion de coexistence, appelée permanence ou persistance uniforme<sup>4</sup> exige que le bord de l'ensemble d'états soit répulsif. De façon équivalente, il existe un attracteur global dans l'ensemble des états strictement positifs. De plus la permanence est robuste malgré de petites ou de rares grandes perturbations du modèle, voir Jansen et Sigmund (1998) ou Schreiber (2006). Hofbauer (1981) et Hutson (1984) sont parmi les premiers auteurs à énoncer une condition générale suffisante de permanence. Leur condition (nommée dans toute la suite condition de permanence) requiert l'existence d'un vecteur de poids  $p$  du simplexe unité tel que, la combinaison linéaire pondérée par  $p$  des taux d'invasion

$$\lambda_i(\mu) := \int \lambda_i(x) \mu(dx)$$

des différentes espèces soit strictement positive, pour toute distribution stationnaire ergodique de sous-communautés d'espèces de la population<sup>5</sup>.

Inversement, si le système est non-permanent, c'est-à-dire s'il existe une combinaison convexe strictement négative des taux d'invasion, alors une au moins des espèces est susceptible d'extinction, voir Garay et Hofbauer (2003) ou Hofbauer et Schreiber (2004).

---

4. La permanence a été initialement formulée par Schuster et al. (1979) dans le contexte des hypercycles. Indépendamment, Butler et al. (1986) définissent la notion équivalente de persistance uniforme.

5. Il s'agit des mesures ergodiques à support dans l'ensemble des états d'extinction.

Même si la nature fluctuante de l'environnement est souvent citée comme motivation à la notion de permanence, voir Hutson et Schmitt (1992), Jansen et Sigmund (1998), ce n'est que très récemment qu'a été étudié l'effet des fluctuations stochastiques de l'environnement sur les systèmes permanents. Benaïm et al. (2008) ont étendu à la dynamique stochastique du réplicateur les travaux de Garay et Hofbauer (2003). En faisant l'hypothèse que le modèle déterministe en temps continu du réplicateur était permanent, Benaïm et al. (2008 ; Thm. 3.1) ont prouvé, sous une hypothèse de non-dégénérescence, que les petites perturbations stochastiques<sup>6</sup> de la dynamique stochastique du réplicateur sont aléatoirement permanentes<sup>7</sup>. Inversement, ces auteurs démontrent que, si le modèle déterministe est non-permanent, alors les petites ou les larges perturbations aléatoires de la dynamique stochastique correspondante approchent exponentiellement vite les états d'extinction avec grande probabilité, voir Benaïm et al. (2008 ; Thm. 4.2, Thm. 5.1).

Il y a de nombreux systèmes pour lesquels on ne peut pas toujours s'assurer d'un niveau très faible de perturbations stochastiques. De plus certains modèles de population en biologie ne sont pas représentables par des équations différentielles stochastiques, voir Turelli (1977). Nous proposons alors une généralisation des critères précédents de permanence aux modèles mathématiques d'équations aux différences et différentielles stochastiques, en prenant en compte des niveaux arbitraires de fluctuations environnementales. Nous énonçons une condition de persistance qui généralise la condition de permanence. Au chapitre 1, nous étudions le modèle discret (2) dans lequel les fluctuations de l'environnement sont représentées par une famille  $\xi_n, n \geq 1$  de variables aléatoires. Notre théorème principal 1.3 établit que si la condition de persistance est vérifiée alors le système est persistant au sens suivant : la fraction de temps que l'ensemble de la population dans l'état initial  $x$  strictement positif, passe dans le  $\eta$ -voisinage de l'ensemble des états d'extinction, tend vers 0 quand  $\eta$  tend vers 0. De plus, sous une hypothèse d'accessibilité, nous

---

6. Cette terminologie sous-entend que les normes des termes de dérive et de diffusion sont majorées par une constante assez petite.

7. Il existe une mesure invariante (concentrée sur l'attracteur global positif du système déterministe) qui détermine les lois asymptotiques du processus, quel que soit l'état initial strictement positif.

---

démontrons l'existence d'une unique mesure ergodique portée par les états strictement positifs. Cette mesure caractérise la loi asymptotique du système.

Au chapitre 2, nous abordons le cas continu en considérant le modèle de diffusion (3). Cette fois-ci l'état stochastique de l'environnement est représenté par un mouvement brownien standard. L'analogie des taux de croissance est alors donné par

$$\lambda_i(x) = f_i(x) - \frac{1}{2}\Gamma_i^i(x),$$

où  $\Gamma = \vartheta \vartheta^t$  est la matrice de *covariation* relative de (3). Nous prouvons ici encore que le système est persistant sous la condition de persistance, sans émettre d'hypothèse sur le niveau des fluctuations de l'environnement.

Enfin, au chapitre 3, nous appliquerons ces résultats d'une part à deux dynamiques à temps discrets : le modèle de loterie d'allocation aléatoire d'espace et celui aux différences stochastiques de Lotka-Volterra et d'autre part à un modèle à temps continu : la dynamique stochastique du réplicateur. En particulier, nous montreront comment les fluctuations aléatoires de l'environnement influencent la coexistence dans ces systèmes.

Ce premier chapitre est un rappel des notions principales que j'utiliserai dans cette thèse. J'y énonce et démontre notamment un théorème ergodique *trajectoriel* de Birkhoff (théorème 0.20). Cette formulation du très populaire théorème ergodique de Birkhoff est essentielle pour aborder la notion de persistance en usage dans les chapitres suivants. Je n'ai pas la prétention d'énoncer un résultat original, mais force a été de constater que l'abondante littérature des systèmes dynamiques n'aborde pas l'ergodicité du point de vue *trajectoriel*.

### 0.1 Préliminaires et notions de base

Soit  $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$  un espace mesurable (espace d'états),  $\mathbf{S}$  est à priori un ensemble quelconque et  $\mathcal{S}$  est une tribu (ou  $\sigma$ -algèbre) de parties de  $\mathbf{S}$ . Un mesurable (ou partie mesurable) est un élément générique de  $\mathcal{S}$ . Dans toute la suite nous supposerons que  $\mathbf{S}$  est un espace topologique et  $\mathcal{S} := \mathcal{B}(\mathbf{S})$  sera la tribu de Borel<sup>8</sup> associée. Un élément de  $\mathcal{S}$  est alors appelé un borélien (ou une partie borélienne). Nous désignerons par :

- ▷  $\mathcal{M}(\mathbf{S})$  l'espace des fonctions réelles mesurables sur  $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$ , *c.-à-d.*

$$\mathcal{M}(\mathbf{S}) := \{h : \mathbf{S} \rightarrow \mathbf{R} \mid h^{-1}(O) \in \mathcal{S}, \forall O \in \mathcal{B}(\mathbf{R})\}.$$

Dans cette définition, on peut remplacer la tribu borélienne par toute famille de parties de  $\mathbf{R}$  qui engendre la tribu borélienne. Dans la pratique on utilise le plus souvent la famille dénombrable d'intervalles  $\{]a, +\infty[, a \in \mathbf{Q}\}$ ,

- ▷  $\mathcal{M}(\mathbf{S})^+$  le cône positif de  $\mathcal{M}(\mathbf{S})$  formé des fonctions mesurables positives,
- ▷  $\mathcal{M}_b(\mathbf{S})$  le sous-espace de  $\mathcal{M}(\mathbf{S})$  formé des fonctions mesurables et bornées,
- ▷  $\mathcal{C}_b(\mathbf{S})$  le sous-espace de  $\mathcal{M}_b(\mathbf{S})$  formé des fonctions mesurables, continues et bornées,
- ▷  $\mathcal{C}^2(\mathbf{S})$  le sous-espace de  $\mathcal{M}(\mathbf{S})$  formé des fonctions continues, dérivables et à dérivée continue. Lorsque cela ne prête pas à confusion, les éléments de  $\mathcal{C}^2(\mathbf{S})$  sont plus simplement appelés des fonctions de classe  $\mathcal{C}^2$ ,
- ▷  $\mathbf{M}(\mathbf{S})$  l'espace vectoriel des mesures signées<sup>9</sup> finies (bornées) sur  $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$ ,

---

8. C'est la plus petite tribu contenant la famille des ouverts de  $\mathbf{S}$ .

9. Une mesure signée est une application  $\nu : \mathcal{S} \rightarrow \mathbf{R}$  telle que  $\nu(\emptyset) = 0$  et  $\nu(\cup_n B_n) = \sum_n \nu(B_n)$

- ▷  $\mathbf{M}_1(\mathbf{S})$  le sous-ensemble convexe de  $\mathbf{M}(\mathbf{S})$  composé des mesures de probabilité<sup>10</sup>,
- ▷  $\mathcal{L}_1(\mu)$  est le sous-espace de  $\mathcal{M}(\mathbf{S})$  composé des fonctions  $\mu$ -intégrables<sup>11</sup>, où  $\mu$  est une mesure signée appartenant à  $\mathbf{M}(\mathbf{S})$ .

Munie de la norme  $\sup$ ,  $\|f\|_\infty := \sup_{x \in \mathbf{S}} |f(x)|$ , les espaces  $\mathcal{M}_b(\mathbf{S})$  et  $\mathcal{C}_b(\mathbf{S})$  sont des espaces de Banach.

**Définition 0.1** (Convergence ensembliste). *Une famille  $\mu_n$  de mesures de  $\mathbf{M}(\mathbf{S})$  converge vers une mesure  $\mu$  de  $\mathbf{M}(\mathbf{S})$ , et on note  $\mu_n \rightarrow \mu$  si*

$$\mu_n(B) \rightarrow \mu(B), \quad \forall B \in \mathcal{S}.$$

◇

Pour  $\mu \in \mathbf{M}(\mathbf{S})$ , posons

$$\mu^+(B) := \sup\{\mu(A) \mid A \in \mathcal{S}, A \subset B\}$$

et

$$\mu^-(B) := -\inf\{\mu(A) \mid A \in \mathcal{S}, A \subset B\}.$$

Les applications  $\mu^+$  et  $\mu^-$  sont des mesures sur  $\mathcal{S}$ , appelées parties positive et négative de  $\mu$ . La mesure  $|\mu| := \mu^+ + \mu^-$  est appelée la *variation totale* de  $\mu$ , et en général  $|\mu(B)| \neq |\mu|(B)$ . L'application  $\mu \rightarrow \|\mu\|_{vt} := |\mu|(\mathbf{S})$  définie une norme sur l'espace  $\mathbf{M}(\mathbf{S})$ , appelée norme de la variation totale. Cette norme est équivalente à

$$\|\mu\| := \sup_{B \in \mathcal{S}} |\mu(B)|, \quad \mu \in \mathbf{M}(\mathbf{S}), \quad (4)$$

car

$$\|\mu\| \leq \|\mu\|_{vt} \leq 2\|\mu\|, \quad \mu \in \mathbf{M}(\mathbf{S}).$$

L'espace vectoriel normé  $(\mathbf{M}(\mathbf{S}), \|\cdot\|_{vt})$  est un espace de Banach, *v.p.e.* Neveu (1964 ; Prop. IV-1-2.).

---

pour toute famille disjointe dénombrable  $\{B_n, n \in \mathbf{N}\} \subset \mathcal{S}$ . Le terme mesure fera toujours référence à une mesure signée bornée.

10. On utilise indifféremment la dénomination probabilité.

11.  $f \in \mathcal{M}(\mathbf{S})$  est  $\mu$ -intégrable si et seulement si  $\int |f| d\mu < \infty$ .

**Définition 0.2** (Convergence en variation totale). *Une famille  $\mu_n$  de mesures de  $\mathbf{M}(\mathbf{S})$  converge en variation totale vers une mesure  $\mu$  de  $\mathbf{M}(\mathbf{S})$ , et on note*

$\mu_n \xrightarrow{vt} \mu$ , si

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \|\mu_n - \mu\|_{vt} = 0,$$

ou de façon équivalente en utilisant (4)

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \sup_{B \in \mathcal{S}} |\mu_n(B) - \mu(B)| = 0.$$

◇

Dans le cas particulier des mesures de probabilités, il est possible de caractériser la norme en variation totale à l'aide de la classe des fonctions mesurables bornées de norme sup plus petite ou égale à 1. Plus précisément

**Proposition 0.3.** *Pour toutes mesures de probabilité  $\mu_1$  et  $\mu_2$  de  $\mathbf{M}_1(\mathbf{S})$ ,*

$$\|\mu_1 - \mu_2\|_{vt} = \frac{1}{2} \sup \left\{ \left| \int f d\mu_1 - \int f d\mu_2 \right| ; f \in \mathcal{M}_b(\mathbf{S}), \|f\|_\infty \leq 1 \right\}.$$

◇

La démonstration de cette proposition fait appel au lemme

**Lemme 0.4.** *Si  $\mu_1$  et  $\mu_2$  sont deux mesures de probabilité de densités resp.  $f_1$  et  $f_2$  par rapport à une mesure de probabilité  $\nu$  alors*

$$\|\mu_1 - \mu_2\|_{vt} = \frac{1}{2} \int |f_1 - f_2| d\nu.$$

◇

**PREUVE du lemme 0.3 :**

Notons  $A = \{f_1 > f_2\}$ .

$$\int |f_1 - f_2| d\nu = 2 \int_A (f_1 - f_2) d\nu = 2(\mu_1(A) - \mu_2(A)) \leq 2\|\mu_1 - \mu_2\|_{vt}$$

et pour tout mesurable  $B \in \mathcal{S}$ ,

$$\begin{aligned} |\mu_1(B) - \mu_2(B)| &= \left| \int_{A \cap B} (f_1 - f_2) d\nu - \int_{A^c \cap B} (f_2 - f_1) d\nu \right| \\ &\leq \max \left( \int_{A \cap B} (f_1 - f_2) d\nu; \int_{A^c \cap B} (f_2 - f_1) d\nu \right) \\ &\leq \max \left( \int_A (f_1 - f_2) d\nu; \int_{A^c} (f_2 - f_1) d\nu \right) \\ &\leq \frac{1}{2} \int |f_1 - f_2| d\nu. \end{aligned}$$

□

**PREUVE de la proposition 0.3 :**

Soient  $\mu_1, \mu_2 \in \mathbf{M}_1(\mathbf{S})$ . Posons

$$\|\mu_1 - \mu_2\|_{VT} := \sup \left\{ \left| \int f d\mu_1 - \int f d\mu_2 \right| ; f \in \mathcal{M}_b(\mathbf{S}), \|f\|_\infty \leq 1 \right\},$$

et

$$\nu = \frac{\mu_1 + \mu_2}{2}, \quad f_1 = \frac{d\mu_1}{d\nu}, \quad f_2 = \frac{d\mu_2}{d\nu}.$$

Les mesures  $\mu_1$  et  $\mu_2$  sont alors absolument continues et de densités *resp.*  $f_1$  et  $f_2$  par rapport à la mesure de probabilité  $\nu$ . D'après le lemme 0.4, il suffit alors de prouver que

$$\|\mu_1 - \mu_2\|_{VT} = \int |f_1 - f_2| d\nu.$$

En effet

$$\|\mu_1 - \mu_2\|_{VT} = \sup \left\{ \int (f_1 - f_2) f d\nu, f \in \mathcal{M}_b(\mathbf{S}), \|f\|_\infty \leq 1 \right\} \leq \int |f_1 - f_2| d\nu,$$

et en choisissant  $g = \text{sgn}(f_1 - f_2)$  <sup>12</sup>

$$\begin{aligned} \int |f_1 - f_2| d\nu &= \int (f_1 - f_2) g d\nu \leq \sup \left\{ \int (f_1 - f_2) f d\nu, f \in \mathcal{M}_b(\mathbf{S}), \|f\|_\infty \leq 1 \right\} \\ &\leq \|\mu_1 - \mu_2\|_{VT}. \end{aligned}$$

---

12.  $\text{sgn}(f) = 1$  si  $f > 0$ ,  $\text{sgn}(f) = -1$  si  $f < 0$  et  $\text{sgn}(f) = 0$  si  $f = 0$ .

□

**Définition 0.5** (Convergence faible). *Une famille  $\mu_n$  de mesures de  $\mathbf{M}(\mathbf{S})$  converge faiblement vers une mesure  $\mu$  de  $\mathbf{M}(\mathbf{S})$ , et on note  $\mu_n \xrightarrow{fbt} \mu$ , si*

$$\int f d\mu_n \rightarrow \int f d\mu, \quad \forall f \in \mathcal{C}_b(\mathbf{S}).$$

◇

Dans la suite, nous noterons indifféremment  $\mu f$  ou  $\mu(f)$  l'intégrale

$$\int f d\mu, \quad \mu \in \mathbf{M}(\mathbf{S}), f \in \mathcal{M}(\mathbf{S}).$$

**Remarque 0.6.** (i) *La limite dans la définition 0.5 précédente, lorsqu'elle existe est unique, puisqu'une mesure finie est entièrement déterminée par son action sur les fonctions continues bornées. Dans cette même définition, si  $\mu$  et  $\mu_n$  sont des mesures de probabilité, on peut se contenter de prendre pour espace test le sous-espace de  $\mathcal{C}_b(\mathbf{S})$  formé des fonctions uniformément continues, voir Billingsley (1999 ; Thm. 2.1).*

(ii)  *$\{\mu_n\}$  converge vers  $\mu$  en variation totale si  $\mu_n(B) \rightarrow \mu(B)$  uniformément en  $B \in \mathcal{S}$ . De ce point de vue, cette convergence peut être assimilée à la convergence uniforme pour les fonctions, et la convergence ensembliste s'apparente elle, à la convergence ponctuelle des fonctions.*

(iii) *La topologie faible  $\sigma(\mathbf{M}(\mathbf{S}), \mathcal{C}_b(\mathbf{S}))$  sur  $\mathbf{M}(\mathbf{S})$ , appelée topologie de la convergence faible des mesures est celle dont un voisinage  $V(\mu, \varepsilon)$  d'une mesure signée  $\mu$  est donnée par :*

$$V(\mu, \varepsilon) := \left\{ \nu \in \mathbf{M}(\mathbf{S}) : \left| \int f d\nu - \int f d\mu \right| < \varepsilon, \forall f \in F \subset \mathcal{C}_b(\mathbf{S}) \right\},$$

*pour  $\varepsilon > 0$  et  $F$  sous-ensemble fini de  $\mathcal{C}_b(\mathbf{S})$ .*

*Soit  $\mathbf{M}(\mathbf{S})^*$  le dual topologique de  $\mathbf{M}(\mathbf{S})$  : c'est l'ensemble des formes linéaires continues sur  $\mathbf{M}(\mathbf{S})$ . La topologie faible usuelle sur l'ensemble  $\mathbf{M}(\mathbf{S})$  est  $\sigma(\mathbf{M}(\mathbf{S}), \mathbf{M}(\mathbf{S})^*)$  et la topologie faible\* sur  $\mathbf{M}(\mathbf{S})^*$  est  $\sigma(\mathbf{M}(\mathbf{S})^*, \mathbf{M}(\mathbf{S}))$ . La convergence faible des mesures de probabilité n'est donc pas celle stan-*

*lard de l'analyse fonctionnelle, qui est une notion plus forte de convergence. Néanmoins, lorsque  $\mathbf{S}$  est un espace métrique compact, la convergence faible des mesures est la même que la convergence faible\* sur  $\mathcal{C}_b(\mathbf{S})^*$ , puisque dans ce cas  $\mathcal{C}_b(\mathbf{S})^*$  est isométriquement isomorphe à  $\mathbf{M}(\mathbf{S})$ .*

(iv) On a trivialement les implications suivantes :

$$“ \mu_n \xrightarrow{vt} \mu ” \implies “ \mu_n \longrightarrow \mu ” \implies “ \mu_n \xrightarrow{fbt} \mu ” .$$

◇

## 0.2 Processus stochastiques et Martingales

Dans toute la suite  $\mathbf{T} \in \{\mathbf{N}, \mathbf{R}_+\}$ . Sauf mention contraire  $\mathbf{S}$  sera un espace métrique séparable (typiquement un sous-ensemble compact de  $\mathbf{R}^d$ ,  $d \geq 1$ ) muni de sa tribu borélienne  $\mathcal{S} = \mathcal{B}(\mathbf{S})$ .

### 0.2.1 Processus stochastiques

**Définition 0.7** (Processus stochastique). *Un processus stochastique  $X$  (ou plus simplement un processus), avec ensemble d'indices (infini)  $\mathbf{T}$ , à valeurs dans l'espace d'états  $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$ , défini sur l'espace probabilisé  $(\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P})$  est une fonction de  $\mathbf{T} \times \Omega$  dans  $\mathbf{S}$ , telle que pour tout  $t \in \mathbf{T}$ ,  $X(t, \cdot) : \Omega \rightarrow \mathbf{S}$  est une variable aléatoire<sup>13</sup>. ◇*

Pour tout  $\omega$  fixé, l'application  $t \mapsto X(t, \omega)$  est dénotée trajectoire (ou  $\omega$ -trajectoire) de  $X$ . L'espace  $\mathbf{S}^{\mathbf{T}}$  de toutes les trajectoires sera muni de la tribu de Kolmogorov  $\mathcal{S}^{\mathbf{T}}$  : c'est la plus petite tribu rendant mesurable toutes les applications coordonnées

$$x = (x_t)_{t \in \mathbf{T}} \mapsto x_s, \quad s \in \mathbf{T}.$$

La loi du processus  $X$  est alors la loi image de  $\mathbb{P}$  par l'application  $(\mathcal{F}, \mathcal{S}^{\mathbf{T}})$ -mesurable  $\varphi : \Omega \rightarrow \mathbf{S}^{\mathbf{T}}$  défini par  $\varphi(\omega) = (X(t, \omega))_{t \in \mathbf{T}}$ . Le processus  $X$  est dit stationnaire si pour tout  $s, n \geq 1$  et toute suite d'indices  $0 \leq t_1 < \dots < t_n$  de  $\mathbf{T}$ , la loi du vecteur aléatoire  $(X(t_1 + s, \cdot), X(t_2 + s, \cdot), \dots, X(t_n + s, \cdot))$  est indépendante de  $s$ .

13. c.-à-d. une fonction  $(\mathcal{F}, \mathcal{S})$ -mesurable.

Nous noterons usuellement  $X(t, \cdot) = X_t$ . Le processus  $X$  se représente symboliquement par le triplet

$$X := ((\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P}), (\mathbf{S}, \mathcal{S}), (X_t)_{t \in \mathbf{T}}).$$

La loi de  $X_0$  est appelée loi initiale. Lorsque l'on veut préciser quel est l'état initial, on note  $X^{X_0} = (X_t^{X_0})_{t \in \mathbf{T}}$ . De plus la notation  $X_t^{x,i}$  désignera la  $i$ ème composante du vecteur colonne  $X_t^x$ .

**Définition 0.8** (Filtration). *Une famille  $\{\mathcal{F}_t\} := \{\mathcal{F}_t, t \in \mathbf{T}\}$  de sous tribus de  $\mathcal{F}$  est une filtration si  $\mathcal{F}_t \subset \mathcal{F}_{t+s}$  pour tout  $t, s \in \mathbf{T}$ . Intuitivement  $\mathcal{F}_t$  correspond à l'ensemble des informations disponibles jusqu'au temps  $t$ . En particulier, la filtration naturelle  $\{\mathcal{F}_t^X\}$  d'un processus  $X$  est définie par*

$$\mathcal{F}_t^X = \sigma\text{-}(X_s; s \leq t), \quad \forall t \in \mathbf{T} :$$

*c'est la plus petite tribu rendant mesurables les applications  $X(s), s \leq t$ .*  $\diamond$

Par définition, on pose

$$\mathcal{F}_\infty^X := \sigma\text{-}(\cup_{t \geq 0} \mathcal{F}_t).$$

Un processus  $X$  est dit  $\{\mathcal{F}_t\}$ -adapté si pour tout  $t \in \mathbf{T}$ ,  $X_t$  est  $\mathcal{F}_t$ -mesurable. Un processus  $X = (X_n)_{n \in \mathbf{N}}$  est dit  $\{\mathcal{F}_n\}$ -prévisible si  $X_0$  est  $\mathcal{F}_0$ -mesurable, et pour tout  $n \in \mathbf{N}$ ,  $X_{n+1}$  est  $\{\mathcal{F}_n\}$ -mesurable.

## 0.2.2 Martingales

**Définition 0.9** (Martingales). *Un processus  $M = (M_t)_{t \in \mathbf{T}}$ , à valeurs réelles défini sur un espace probabilisé  $(\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P})$  est une martingale par rapport à une filtration  $\{\mathcal{F}_t\}$  de  $\mathcal{F}$  si les conditions suivantes sont vérifiées :*

- (i)  $\mathbb{E}[|M_t|] < +\infty$  pour tout  $t \geq 0$ ;
- (ii)  $M$  est  $\{\mathcal{F}_t\}$ -adaptée;
- (iii)  $\mathbb{E}[M_{t+s} | \mathcal{F}_t] = M_t$ ,  $\mathbb{P}$ -p.s., pour tout  $s, t \geq 0$ .  $\diamond$

L'égalité (iii) est appelée  $\{\mathcal{F}_t\}$ -propriété de martingale. Lorsque la filtration considérée est la filtration naturelle du processus,  $M$  est simplement appelé une

martingale. Si la condition (iii) ci-dessus est remplacée par l'inégalité

$$\mathbb{E} [M_{t+s} | \mathcal{F}_t] \geq M_t, \mathbb{P}\text{-p.s.} \quad (\text{resp. } \mathbb{E} [M_{t+s} | \mathcal{F}_t] \leq M_t, \mathbb{P}\text{-p.s.}),$$

on dit alors que le processus  $M$  est une sous-martingale (*resp.* sur-martingale).

Si  $M$  est une martingale de carré intégrable<sup>14</sup>, l'inégalité de Jensen<sup>15</sup> assure que le processus  $M^2$  est une sous-martingale. En effet pour tout  $s, t \geq 0$

$$\mathbb{E} [M_{t+s}^2 - M_t^2 | \mathcal{F}_t] \geq \left( \mathbb{E} [M_{t+s} - M_t | \mathcal{F}_t] \right)^2 = 0.$$

Donc d'après le théorème de décomposition de Doob-Meyer, *v.p.e.* Karatzas (1991 ; Thm.1.4.10) ou Kallenberg (2002 ; Thm.25.5), il existe un unique processus  $\langle M \rangle$ , croissant et  $\{\mathcal{F}_t\}$ -adapté tel que  $\langle M \rangle_0 = 0$  et  $M_t^2 - \langle M \rangle_t$  est une martingale. Le processus  $\langle M \rangle$  est appelée variation quadratique de  $M$ .

### 0.3 Chaînes et Processus de Markov

#### 0.3.1 Chaînes de Markov

##### 0.3.1.1 Généralités

Soit  $(\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P})$  un espace mesuré fixé sur lequel on définit une suite de variables aléatoires  $(X_n)_{n \in \mathbf{N}}$  à valeurs dans l'espace d'états  $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$ . Posons

$$\mathcal{F}_n = \mathcal{F}_n^X, n = 0, 1, \dots,$$

et supposons que  $\mathcal{F} = \sigma(\mathcal{F}_n; n \in \mathbf{N})$ .

**Définition 0.10** (Chaîne de Markov). *Le processus*

$$X = ((\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P}), (\mathbf{S}, \mathcal{S}), (X_n)_{n \in \mathbf{N}})$$

---

14.  $\mathbb{E} [M_t^2] < \infty, \forall t \in \mathbf{T}$ .

15. Si  $\varphi$  est une fonction à valeurs réelles, mesurable et convexe alors pour toute variable aléatoire intégrable  $X$ ,  $\varphi(\mathbb{E}[X]) \leq \mathbb{E}[\varphi(X)]$ .

s'appelle une chaîne de Markov (sous-entendu homogène) si

$$\mathbb{P}(X_{n+1} \in B \mid \mathcal{F}_n) = \mathbb{P}(X_{n+1} \in B \mid X_n) \quad \forall B \in \mathcal{S}, n = 0, 1, \dots$$

C'est la propriété de Markov (homogène). Intuitivement, la loi de l'état futur  $X_{n+1}$ , conditionnellement à l'histoire passée  $\mathcal{F}_n$ , ne dépend que de l'état présent  $X_n$ .  $\diamond$

**Définition 0.11** (Probabilité de transition). Une probabilité de transition  $P$  de  $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$  est une fonction de  $\mathbf{S} \times \mathcal{S}$  dans  $[0, 1]$  telle que :

- (i)  $P(x, \cdot)$  est une probabilité sur  $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$ , pour tout  $x \in \mathbf{S}$  ;
- (ii)  $P(\cdot, B)$  est une variable aléatoire (positive) pour tout  $B \in \mathcal{S}$ .  $\diamond$

La probabilité de transition ou noyau de transition de la chaîne de Markov  $X$  est la probabilité de transition  $P$  définie pour tout  $x \in \mathbf{S}$  et  $B \in \mathcal{S}$  par

$$P(x, B) := \mathbb{P}(X_1 \in B \mid X_0 = x) = \mathbb{P}(X_{n+1} \in B \mid X_n = x).$$

La loi de  $X_{n+1}$  conditionnellement à  $\mathcal{F}_n$  est alors  $P(X_n, \cdot)$ . La notation  $P^n$  désignera la  $n$ ème itérée du noyau  $P$  au sens suivant :

$$\begin{aligned} P^0(x, B) &= \delta_x(B) ; P^1 = P ; P^2(x, B) = \int_{\mathbf{S}} P(x, dy)P(y, B) ; \dots \\ \dots P^{n+1}(x, B) &= \int_{\mathbf{S}} P(x, dy)P^n(y, B) \quad \forall x \in \mathbf{S}, B \in \mathcal{S}. \end{aligned} \tag{5}$$

$\delta_x(\cdot)$  désigne la mesure de Dirac en  $x \in \mathbf{S}$ .  $P^n$  est une probabilité de transition de  $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$ , c'est la probabilité de transition à  $n$  pas :

$$\mathbb{P}(X_n \in B \mid X_0 = x) = P^n(x, B), \quad \forall x \in \mathbf{S}, B \in \mathcal{S}.$$

La fonction  $P^n$  peut également servir à définir un opérateur (de transition)  $\mathcal{P}^n$  qui agit à la fois (à gauche) sur les fonctions  $h$  de  $\mathcal{M}_b(\mathbf{S})$  ou de  $\mathcal{M}(\mathbf{S})^+$  et (à droite) sur les mesures  $\mu$  de  $\mathbf{M}_1(\mathbf{S})$  au sens suivant :

$$\begin{aligned} \mathcal{P}^n h(x) &= \int_{\mathbf{S}} P^n(x, dy)h(y), \quad \forall x \in \mathbf{S} \\ \mu \mathcal{P}^n(B) &= \int_{\mathbf{S}} \mu(dx)P^n(x, B). \end{aligned}$$

L'application  $\mathcal{P}^n h : \mathbf{S} \rightarrow \mathbf{R}$  est mesurable et  $\mu \mathcal{P}^n$  définit une nouvelle probabilité sur  $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$ . De plus, la chaîne  $X$  vérifie la propriété de Markov si et seulement si pour toute fonction mesurable  $h$  sur  $\mathbf{S}$ , bornée ou positive,

$$\mathbb{E}[h(X_{n+1}) | \mathcal{F}_n] = \mathcal{P}h(X_n), \quad \mathbb{P}\text{-p.s.} \quad (6)$$

### 0.3.1.2 Chaîne canonique

Étant données une probabilité de transition  $P$  et une probabilité (initiale)  $\mu$  de  $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$ , il est toujours possible de construire une chaîne de Markov de noyau  $P$  et de loi initiale  $\mu$  comme suit.

Soit  $(\Omega, \mathcal{F})$  l'espace canonique des trajectoires, *c.-à-d.* l'espace mesurable produit formé de  $\Omega = \mathbf{S}^{\mathbf{N}}$  et de la tribu de Kolmogorov  $\mathcal{F} = \mathcal{S}^{\mathbf{N}} := \otimes_{\mathbf{N}} \mathcal{S}$ . La tribu produit  $\mathcal{S}^{\mathbf{N}}$  est également celle engendrée par l'ensemble des pavés mesurables

$$\left\{ \prod_{n \in \mathbf{N}} B_n, B_n \in \mathcal{S} \text{ et } B_n = \mathbf{S} \text{ sauf pour un nombre fini de } n \right\}.$$

Pour  $n = 0, 1, \dots$ , les fonctions coordonnées (ou projections)  $X_n : \Omega \rightarrow \mathbf{S}$  sont définies par  $X_n(\omega) = x_n$ , pour toute suite  $\omega = (x_0, x_1, \dots)$ . Ce sont exactement les applications qui définissent la tribu de Kolmogorov. D'après le théorème de Ionescu-Tulcea, voir Neveu (1964 ; Prop. V-1-1.), ou le théorème de Daniell-Kolmogorov, voir Rogers et Williams (2000a ; Thm. II.30.), il existe une unique probabilité  $\mathbb{P}^\mu$  sur  $(\Omega, \mathcal{F})$ , telle que

$$\mathbb{P}^\mu(X_0 \in B_0) = \mu(B_0), \quad \forall B_0 \in \mathcal{S}, \quad (7)$$

et

$$\mathbb{P}^\mu(X_{n+1} \in B | X_n = x) = P(x, B), \quad \forall x \in \mathbf{S}, B \in \mathcal{S} \text{ et } n = 0, 1, \dots$$

De plus, pour tout  $k \geq 0$  et tout *rectangle* mesurable

$$B_0 \times B_1 \times \dots \times B_k \in \mathcal{F},$$

posons

$$A_k = \{\omega \in \Omega \mid X_0(\omega) \in B_0, X_{n_1}(\omega) \in B_1, \dots, X_{n_k}(\omega) \in B_k\}.$$

Alors les lois finies dimensionnelles de  $\mathbb{P}^\mu$  sont données par l'équation <sup>16</sup> :

$$\begin{aligned} \mathbb{P}^\mu(A_k) &= \mathbb{P}^\mu(X_0 \in B_0, X_{n_1} \in B_1, \dots, X_{n_k} \in B_k) \\ &= \int_{B_0} \mu(dx) \int_{B_1} P^{n_1}(x, dx_1) \int_{B_2} P^{n_2-n_1}(x_1, dx_2) \dots \\ &\quad \dots \int_{B_{k-1}} P^{n_{k-1}-n_{k-2}}(x_{k-2}, dx_{k-1}) P^{n_k-n_{k-1}}(x_{k-1}, B_k). \end{aligned}$$

L'espérance relative à  $\mathbb{P}^\mu$  sera notée  $\mathbb{E}^\mu[\cdot]$ , et lorsque  $\mu = \delta_x$ , nous noterons *resp.*  $\mathbb{P}^x(\cdot)$  et  $\mathbb{E}^x[\cdot]$ , au lieu de  $\mathbb{P}^{\delta_x}(\cdot)$  et  $\mathbb{E}^{\delta_x}[\cdot]$ . Et puisque, la tribu  $\mathcal{F}$  est le produit  $\otimes_{\mathbf{N}} \mathcal{S}$ , on obtient immédiatement que

$$\mathbb{P}^\mu(A) = \int_{\mathbf{S}} \mu(dx) \mathbb{P}^x(A), \quad \forall A \in \mathcal{F}. \quad (8)$$

En particulier,  $\mathbb{P}^\mu(A) = 1$  si et seulement si  $\mathbb{P}^x(A) = 1$  pour  $\mu$ -p.t.  $x \in \mathbf{S}$ . Autrement dit, une propriété est vraie  $\mathbb{P}^\mu$ -p.s. si et seulement si elle est vraie  $\mathbb{P}^x$ -p.s., pour  $\mu$ -p.t.  $x \in \mathbf{S}$ . De plus,  $\mu$  est exactement la loi image de la probabilité  $\mathbb{P}^\mu$  par l'application coordonnée  $X_0$ , et le théorème de la mesure image <sup>17</sup> *v.p.e.* Benaïm et El Karoui (2004 ; Thm. 8.2.8), assure que pour toute fonction mesurable  $h$  de  $\mathcal{M}(\mathbf{S})$ , bornée ou positive,

$$\int_{\Omega} h \circ X_0 d\mathbb{P}^\mu = \int_{\mathbf{S}} h d\mu. \quad (9)$$

**Définition 0.12** (Chaîne canonique). *Le processus*

$$X = ((\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P}^\mu), (\mathbf{S}, \mathcal{S}), (X_n)_{n \in \mathbf{N}})$$

*ci-dessus défini, est la chaîne de Markov canonique de noyau  $P$  et de loi initiale  $\mu$  sur  $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$ .* ◇

---

16. *v.p.e.* Revuz (1984 ; (2.2)).

17. Ce théorème est aussi appelé théorème du transfert, ou théorème du transport.

La proposition ci-dessous prouve que  $X$  est une chaîne de Markov possédant les propriétés attendues. De plus, elle met en évidence les différentes relations entre les fonctions  $P^n$ , les opérateurs  $\mathcal{P}^n$  et les probabilités  $\mathbb{P}^\mu (X_n \in \cdot)$ . Dans la littérature, il n'est en général pas fait (à raison) de distinction notable entre une chaîne de Markov et sa version canonique.

**Proposition 0.13.** *Pour tous entiers  $m, n \geq 0$ , et pour toute fonction mesurable  $h : \mathbf{S} \rightarrow \mathbf{R}$ , bornée ou positive,*

$$\mathbb{E}^\mu [h(X_{n+m}) | \mathcal{F}_n] = \mathcal{P}^m h(X_n), \quad \mathbb{P}^\mu\text{-p.s.} \quad (10)$$

De plus la loi de  $X_m$  sous  $\mathbb{P}^\mu$  est  $\mu \mathcal{P}^m$  et

$$\mu \mathcal{P}^n h = \int \int_{\mathbf{S}} \mu(dx) P^n(x, dy) h(y) = \mathbb{E}^\mu [h(X_n)].$$

◇

**PREUVE de la proposition 0.13 :**

La démonstration de la première assertion se fait par récurrence sur le pas  $m$ . Pour  $m = 0$  le résultat est évident puisque l'opérateur  $\mathcal{P}^0$  est l'identité et la loi de  $X_0$  est  $\mu$ . Supposons alors que (10) soit vraie jusqu'au rang  $m - 1, m \geq 2$ , pour toute fonction  $h$  mesurable bornée ou positive et pour tout entier  $n$ . Alors

$$\begin{aligned} \mathbb{E}^\mu [h(X_{n+m}) | \mathcal{F}_n] &= \mathbb{E}^\mu [\mathbb{E}^\mu [h(X_{n+m}) | \mathcal{F}_{n+m-1}] | \mathcal{F}_n] \\ &= \mathbb{E}^\mu [\mathcal{P}h(X_{n+m-1}) | \mathcal{F}_n] \\ &= \mathcal{P}^{m-1} \mathcal{P}h(X_n) \\ &= \mathcal{P}^m h(X_n). \end{aligned}$$

La seconde et la troisième égalité sont obtenues à partir de l'hypothèse de récurrence. Enfin pour tout mesurable  $B \in \mathcal{S}$ ,

$$\begin{aligned} \mathbb{P}^\mu (X_m \in B) &= \mathbb{E}^\mu [\mathbb{P}^\mu (X_m \in B | X_0)] = \mathbb{E}^\mu [P^m(X_0, B)] \\ &= \int_{\mathbf{S}} \mu(dx) P^m(x, B) = \mu \mathcal{P}^m(B). \end{aligned}$$

□

### 0.3.1.3 Le modèle Itératif d'équation aux différences stochastiques

Soit  $X_0$  un état initial et définissons itérativement le processus  $X$  par l'équation d'état à temps homogène suivante :

$$X_{n+1} = f(X_n, \xi_{n+1}), \quad n = 0, 1, \dots \quad (11)$$

où

- (i)  $\xi_n, n = 1, 2, \dots$  sont des variables aléatoires indépendantes de  $X_0$ , *i.i.d.*, de loi commune  $\mathbf{m}$ , à valeurs dans un espace mesurable  $(\mathbf{E}, \mathcal{E})$ .
- (ii)  $f : \mathbf{S} \times \mathbf{E} \rightarrow \mathbf{S}$  est une application mesurable.

Le processus  $X$  ainsi défini vérifie la propriété de Markov (6), avec

$$\mathcal{F}_n = \sigma-(X_0, \xi_1, \dots, \xi_n).$$

Son noyau de transition est donné par

$$P(x, B) = \int_{\mathbf{E}} \mathbb{1}_B(f(x, \xi)) \mathbf{m}(d\xi), \quad \forall B \in \mathcal{S}, x \in \mathbf{S}. \quad (12)$$

Cette famille de chaînes de Markov, simple à concevoir, n'est pas pour autant un cas particulier. En effet, il est prouvé que toute chaîne de Markov de noyau  $P$  admet une représentation en modèle itératif de même probabilité de transition, voir Gihman et Skorohod (1979 ; §1.1.) ou Pierre-Loti-Viaud et Portal (1993 ; §3.1.).

## 0.3.2 Processus de Markov

### 0.3.2.1 Généralités

**Définition 0.14** (Processus de Markov). *Un processus*

$$X = ((\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P}), (\mathbf{S}, \mathcal{S}), (X_t)_{t \in \mathbf{R}_+})$$

est un processus de Markov si

$$\mathbb{P}(X_{s+t} \in B | \mathcal{F}_s^X) = \mathbb{P}(X_{s+t} \in B | X_s), \quad s, t \geq 0, B \in \mathcal{S}.$$

Il est équivalent de dire que

$$\mathbb{E}[h(X_{s+t}) | \mathcal{F}_s^X] = \mathbb{E}[h(X_{s+t}) | X_s], \quad s, t \geq 0, h \in \mathcal{C}_b(\mathbf{S}). \quad (13)$$

◇

**Définition 0.15** (Fonctions de transition). Une fonction

$$P : [0, +\infty[ \times \mathbf{S} \times \mathcal{S} \rightarrow \mathbf{R}_+$$

est une fonction de transition (sous-entendue homogène en temps) si :

- (i)  $P(t, x, \cdot)$  est une probabilité sur  $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$  pour tout  $(t, x) \in [0, +\infty[ \times \mathbf{S}$ ,
- (ii)  $P(0, x, \cdot) = \delta_x$  pour tout  $x \in \mathbf{S}$ ,
- (iii)  $P(\cdot, \cdot, B)$  est  $(\mathcal{B}([0, +\infty[ \times \mathbf{S}), \mathcal{B}(\mathbf{R}_+))$ -mesurable, pour tout  $B \in \mathcal{S}$ ,
- (iv) égalité de Chapman-Kolmogorov : pour tout  $s, t \geq 0$ ,  $x \in \mathbf{S}$  et  $B \in \mathcal{S}$ ,

$$P(s+t, x, B) = \int_{\mathbf{S}} P(t, y, B) P(s, x, dy).$$

◇

Une fonction de transition  $P$  est une fonction de transition pour le processus de Markov  $X$  si pour tout  $s, t \geq 0$  et  $B \in \mathcal{S}$ ,

$$\mathbb{P}(X_{s+t} \in B | \mathcal{F}_s^X) = P(t, X_s, B). \quad (14)$$

Soit de façon équivalente

$$\mathbb{E}[f(X_{s+t}) | \mathcal{F}_s^X] = \int f(y) P(t, X_s, dy), \quad s, t \geq 0, f \in \mathcal{C}_b(\mathbf{S}). \quad (15)$$

$P(t, x, dy)$  est la loi conditionnelle de  $X_t$  sachant que  $X_0 = x$ .

La donnée d'une loi initiale  $\mu := \mathbb{P}(X_0 \in \cdot)$  et d'une fonction de transition  $P$  déter-

mine entièrement les lois finies dimensionnelles du processus  $X$  par la formule <sup>18</sup> :

$$\begin{aligned} & \mathbb{P}(X_0 \in B_0, X_{t_1} \in B_1, \dots, X_{t_n} \in B_n) \\ &= \int_{B_0} \mu(dx_0) \int_{B_1} P(t_1, x_0, dx_1) \int_{B_2} P(t_2 - t_1, x_1, dx_2) \cdots \\ & \quad \cdots \int_{B_{n-1}} P(t_{n-1} - t_{n-2}, x_{n-2}, dx_{n-1}) P(t_n - t_{n-1}, x_{n-1}, B_n), \end{aligned} \quad (16)$$

pour tout entier  $n \in \mathbf{N}$ , toute suite  $0 < t_1 < \dots < t_n$  de nombres réels et tous mesurables  $B_0, B_1, \dots, B_n$  de  $\mathcal{S}$ .

On définit une famille  $\mathcal{P}_t, t \geq 0$  d'opérateurs sur  $\mathcal{C}_b(\mathbf{S})$  en posant pour tout  $x \in \mathbf{S}$  et tout  $f \in \mathcal{C}_b(\mathbf{S})$ ,

$$\mathcal{P}_t f(x) = \int_{\mathbf{S}} f(y) P(t, x, dy) = \mathbb{E}[f(X_t^x)]. \quad (17)$$

En particulier,

$$\mathbb{E}[f(X_t^x)] = \mathbb{E}[\mathbb{E}[f(X_t)|X_0]] = \mathbb{E}[\mathcal{P}_t f(X_0)] = \int_{\mathbf{S}} \mu(dx) \mathcal{P}_t f(x).$$

Comme  $P(t, x, \cdot)$  est une probabilité, les opérateurs  $\mathcal{P}_t, t \geq 0$  sont des contractions positives, *c.-à-d.*  $\|\mathcal{P}_t(f)\|_\infty \leq \|f\|_\infty$  et  $\mathcal{P}_t(f) \geq 0$  dès que  $f \geq 0$ . De plus, par l'égalité de Chapman-kolmogorov, la famille  $\{\mathcal{P}_t, t \geq 0\}$  forme un semi-groupe :

$$\mathcal{P}_{t+s} = \mathcal{P}_t \mathcal{P}_s.$$

De façon analogue, on peut définir une opération (à droite) sur l'espace  $\mathbf{M}_1(\mathbf{S})$  des probabilités de  $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$  en posant pour tout  $\nu \in \mathbf{M}_1(\mathbf{S})$  et pour tout  $f \in \mathcal{C}_b(\mathbf{S})$ ,

$$\nu \mathcal{P}_t(f) := \nu(\mathcal{P}_t f) = \int_{\mathbf{S}} \nu(dx) \mathcal{P}_t f(x) = \iint_{\mathbf{S}} \nu(dx) P(t, x, dy) f(y). \quad (18)$$

Le semi-groupe ainsi obtenu décrit l'évolution des lois unidimensionnelles du processus de Markov  $X$ . Étant donné la loi initiale  $\mu$ , la loi de  $X_t$  est exactement  $\mu \mathcal{P}_t$ . Comme dans le cas des chaînes de Markov, il est également possible de définir les

---

18. *v.p.e.* Revuz and Yor (1998; eq. (1.1)).

opérateurs  $\mathcal{P}_t^n, n \geq 0$  en posant pour tout  $x \in \mathbf{S}$  et tout  $f \in \mathcal{C}_b(\mathbf{S})$ ,

$$\mathcal{P}_t^n f(x) = \int_{\mathbf{S}} f(y) P^n(t, x, dy),$$

où  $P^n$  est défini par la relation de récurrence (5).

**Définition 0.16** (Générateur infinitésimal). *Le générateur infinitésimal  $\mathcal{L}$  du semi-groupe  $\{\mathcal{P}_t\}$ , ou générateur infinitésimal du processus de Markov  $X$ , est l'opérateur défini par*

$$\mathcal{L}f = \lim_{t \downarrow 0} \frac{\mathcal{P}_t f - f}{t}.$$

◇

La limite précédente est relative à la norme sup, c.-à-d.

$$\lim_{t \downarrow 0} \|t^{-1}(\mathcal{P}_t f - f) - \mathcal{L}f\|_{\infty} = 0.$$

$\mathcal{L}$  n'est pas en général défini sur tout l'espace  $\mathcal{C}_b(\mathbf{S})$ . Par contre, la version suivante de Ethier and Kurtz (1986 ; Prop. 1.1.5, Cor. 1.1.6), ou le théorème 7.1.5 de Durrett (1996) assure que

**Proposition 0.17.** *Le domaine  $\mathcal{D}_{\mathcal{L}}$  du générateur infinitésimal  $\mathcal{L}$  est un sous-espace vectoriel de  $\mathcal{C}_b(\mathbf{S})$ , dense dans l'espace*

$$\mathcal{D}_{\mathcal{L}} := \left\{ f \in \mathcal{C}_b(\mathbf{S}) \mid \lim_{t \downarrow 0} \|\mathcal{P}_t f - f\|_{\infty} = 0 \right\}.$$

De plus, si  $f \in \mathcal{D}_{\mathcal{L}}$  alors  $\mathcal{L}f \in \mathcal{D}_{\mathcal{L}}$ ,  $\mathcal{P}_t f \in \mathcal{D}_{\mathcal{L}}$  et

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \mathcal{P}_t f &= \mathcal{L}(\mathcal{P}_t f) = \mathcal{P}_t(\mathcal{L}f), \\ \mathcal{P}_t f - f &= \int_0^t \mathcal{P}_s \mathcal{L}f ds. \end{aligned}$$

◇

Le générateur infinitésimal détermine le semi-groupe  $\mathcal{P}_t$  de façon unique sur  $\mathcal{D}_{\mathcal{L}}$ .

### 0.3.2.2 Processus canonique

Tout comme dans le cas des chaînes de Markov, étant donné une loi initiale  $\mu$ , et une fonction de transition  $P$ , il est possible de construire un processus de Markov sur l'espace canonique des trajectoires  $(\Omega, \mathcal{F}) = (\mathbf{S}^{[0, \infty[}, \otimes_{[0, \infty[} \mathcal{S})$  dont les lois finies dimensionnelles sont données par la formule (16). On peut se référer à titre d'exemple à la démonstration de Ethier and Kurtz (1986 ; Thm. 4.1.1). Cette construction ne s'appuie plus seulement sur le théorème de Ionescu-Tulcea qui n'est valable que pour une suite dénombrable strictement ordonnée et avec un plus petit élément de temps. Mais, elle peut être effectuée en utilisant plutôt le théorème de Daniell-Kolmogorov, puisque l'espace des temps  $\mathbf{R}_+$  est continu et l'espace des états  $\mathbf{S}$  à une structure d'espace polonais<sup>19</sup>. Les notations demeurent celles du paragraphe 0.3.1.2 et  $\theta_t$  est la fonction (de décalage) qui à tout  $\omega \in \mathbf{S}^{[0, \infty[}$  associe la fonction  $\theta_t(\omega)$  définie par  $\theta_t(\omega)(\cdot) = \omega(t + \cdot)$ . De plus, l'analogie de la proposition 0.13 est :

**Proposition 0.18.** *Si  $X$  est un processus de Markov, pour toute probabilité  $\mu$  sur  $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$ , la loi (initiale) de  $X_0$  sous  $\mathbb{P}^\mu$  est  $\mu$ . De plus, pour tout  $t \geq 0$ , et toute variable aléatoire  $Y$  sur  $(\Omega, \mathcal{F})$ , positive ou bornée, la variable aléatoire  $Y \circ \theta_t$  est  $\mathcal{F}$ -mesurable et :*

$$\mathbb{E}^\mu [Y \circ \theta_t | \mathcal{F}_t] = \mathbb{E}^{X_t} [Y], \quad \mathbb{P}^\mu\text{-p.s.} \quad (19)$$

◇

### 0.3.2.3 Processus de diffusion

Un exemple important de processus de Markov est donné par les processus de diffusion.

Notations : pour une matrice  $a$ ,  $a_i^j$  désigne l'élément  $(i, j)$ ,  $a_i$  (resp.  $a^j$ ) est la  $i$ ème ligne (resp. la  $j$ ème colonne),  $a^t$  est la transposée de  $a$ . Enfin “ $(\cdot, \cdot)$ ” désigne le produit scalaire usuel et  $\|x\|$  est la norme euclidienne du vecteur  $x \in \mathbf{S}$ .

Soit  $\mathcal{W} = \{\mathcal{W}_t, t \geq 0\}$  un mouvement brownien (standard)  $m$ -dimensionnel défini sur  $(\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P})$ , c.-à-d.

---

19. Un espace polonais est un espace métrique complet séparable.

- (i) le processus  $\mathcal{W}$  est à valeurs dans  $\mathbf{R}^m$  et  $\mathcal{W}_0 = 0$ ,  $\mathbb{P}$ -p.s. ,  
 (ii) pour tout  $0 \leq s \leq t$ , le vecteur aléatoire  $\mathcal{W}_t - \mathcal{W}_s$  est indépendant de la tribu passée  $\mathcal{F}_s^{\mathcal{W}}$  et suit une loi normale<sup>20</sup> de moyenne nulle et de matrice de variance-covariance  $(t-s)I_m$ , où  $I_m$  désigne la matrice identité de  $\mathbf{R}^m$ .  
 (iii) les trajectoires  $t \mapsto \mathcal{W}_t$  sont  $\mathbb{P}$ -p.s. continues.

Soit  $X_0$  un vecteur aléatoire défini sur  $(\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P})$ , à valeurs dans  $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$ , indépendante de  $\mathcal{F}_\infty^{\mathcal{W}}$ , tel que  $\mathbb{E} [\|X_0\|^2] < \infty$  et posons

$$\begin{aligned} \mathcal{G}_t &:= \sigma\text{-}(X_0, \mathcal{W}_s; 0 \leq s \leq t) \quad 0 \leq t \leq \infty, \\ \mathcal{N} &:= \{N \subset \Omega : \exists G \in \mathcal{G}_\infty \text{ avec } N \subset G \text{ et } \mathbb{P}(G) = 0\}, \\ \mathcal{F}_t &:= \sigma\text{-}(\mathcal{G}_t \cup \mathcal{N}) \quad 0 \leq t \leq \infty. \end{aligned} \tag{20}$$

Considérons l'équation différentielle stochastique (*e.d.s.*) de condition initiale  $X_0$

$$dX_t = b(X_t)dt + a(X_t) \cdot d\mathcal{W}_t, \quad X_0 \in \mathbf{S},$$

où “ $\cdot$ ” désigne le produit matriciel usuel.

Le vecteur de dérive  $b(x) = (b_1(x), \dots, b_{\mathbf{d}}(x))^{\mathbf{t}}$  est un champ vectoriel dans  $\mathbf{R}^{\mathbf{d}}$  et la matrice de diffusion  $a(x) = (a_i^j(x))$  est une matrice à  $\mathbf{d}$  lignes et  $m$  colonnes, vérifiant les conditions usuelles de Lipschitz et de croissance linéaires suivantes :

- (i)  $\sum_i \|b_i(x) - b_i(y)\| + \sum_{i,j} \|a_i^j(x) - a_i^j(y)\| \leq K\|x - y\|, \quad x, y \in \mathbf{S},$   
 (ii)  $\sum_i \|b_i(x)\|^2 + \sum_{i,j} \|a_i^j(x)\|^2 \leq K^2(1 + \|x\|^2), \quad x \in \mathbf{S},$

où  $K$  est une constante positive. Pour  $i = 1, \dots, \mathbf{d}$ , cette *e.d.s.* s'écrit composante par composante sous la forme équivalente ci-dessous

$$dX_t^i = b_i(X_t)dt + a_i(X_t) \cdot d\mathcal{W}_t = b_i(X_t)dt + \sum_{j=1}^m a_i^j(X_t)d\mathcal{W}_t^j.$$

Sous les hypothèses (i) et (ii), la solution (forte)  $X = \{X_t, t \geq 0\}$  de cette *e.d.s.* est un processus stochastique, à trajectoires continues,  $\{\mathcal{F}_t\}$ -adaptée et de carré intégrable, *v.p.e.* Karatzas et Shreve (1991 ; Thm. V.2.9). Cette solution vérifie la

20. La fonction de densité de  $\mathcal{W}_t - \mathcal{W}_s$  est donnée pour tout  $x \in \mathbf{R}^m$  par  $\frac{1}{(2\pi(t-s))^{m/2}} \exp\left(-\frac{x^{\mathbf{t}}x}{2(t-s)}\right)$ .

formule intégrale

$$X_t - X_0 = \int_0^t b(X_s)ds + \int_0^t a(X_s) \cdot d\mathcal{W}_s, \quad \mathbb{P}\text{-p.s.}, \forall t \geq 0.$$

De plus, Rogers et Williams (2000b ; Lem. V.13.6) ou Øksendal (1998 ; Thm. 17.1.2) assure que  $X$  est un processus de Markov homogène. Ce processus qui est un cas particulier de *processus de Itô* est alors appelé *processus de diffusion*.

Pour toute fonction  $\phi$  appartenant à  $\mathcal{C}^2(\mathbf{S})$ , la formule de Itô s'écrit :

$$d\phi(X_t) = \sum_{i=1}^{\mathbf{d}} \frac{\partial \phi}{\partial x_i}(X_t) dX_t^i + \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^{\mathbf{d}} \frac{\partial^2 \phi}{\partial x_i \partial x_j}(X_t) d\langle X^i, X^j \rangle_t,$$

avec

$$\begin{aligned} d\langle X^i, X^j \rangle_t &= \left\langle b_i(X_t)dt + \sum_{k=1}^m a_i^k(X_t) d\mathcal{W}_t^k, b_j(X_t)dt + \sum_{k=1}^m a_j^k(X_t) d\mathcal{W}_t^k \right\rangle \\ &= \sum_{k=1}^m a_i^k(X_t) a_j^k(X_t) dt = (a(X_t) \cdot a^{\mathbf{t}}(X_t))_i^j dt \\ &:= \gamma_i^j(X_t) dt. \end{aligned}$$

La matrice  $\gamma$  est appelé matrice de *covariation*, en référence au terme de covariation quadratique  $d\langle X^i, X^j \rangle_t$ .

Au final

$$\phi(X_t) - \phi(x) = \int_0^t (\nabla \phi(X_s^x), a(X_s^x)) \cdot d\mathcal{W}_s + \int_0^t \mathcal{L} \phi(X_s^x) ds. \quad (21)$$

L'opérateur différentiel  $\mathcal{L}$  est donné par

$$\begin{aligned} \mathcal{L} \phi(x) &= \sum_{i=1}^{\mathbf{d}} \frac{\partial \phi}{\partial x_i}(x) b_i(x) + \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^{\mathbf{d}} \frac{\partial^2 \phi}{\partial x_i \partial x_j}(x) \gamma_i^j(x) \\ &= (\nabla \phi(x), b(x)) + \frac{1}{2} \text{Trace}(\text{Hes} \phi(x) \cdot \gamma(x)) \end{aligned}$$

Ici  $\nabla\phi(x)$  est le vecteur gradient de  $\phi(x)$  et  $\text{Hes}\phi(x)$  sa matrice hessienne.

L'équation (21) entraîne que  $\phi \in \mathcal{D}\mathcal{L}$  et

$$\begin{aligned}\mathcal{L}\phi(x) &= \lim_{t \downarrow 0} \frac{\mathcal{P}_t\phi(x) - \phi(x)}{t} \\ &= \lim_{t \downarrow 0} \frac{\mathbb{E}[\phi(X_t^x)] - \phi(x)}{t} \\ &= \lim_{t \downarrow 0} \frac{1}{t} \int_0^t \mathbb{E}[\mathcal{L}\phi(X_s^x)] ds.\end{aligned}$$

Ainsi le générateur infinitésimal du processus  $X$  est défini et coïncide avec l'opérateur  $\mathcal{L}$  ci-dessus défini sur les fonctions de classe  $\mathcal{C}^2$ .

Enfin, si nous désignons  $\mathcal{A}$  l'opérateur de diffusion qui à tout  $\phi$  associe le champ vectoriel  $\mathcal{A}\phi : \mathbf{S} \rightarrow \mathbf{R}^m$  défini par :

$$\mathcal{A}\phi(x) = (\nabla\phi(x), a(x)) = \sum_{i=1}^d \frac{\partial\phi}{\partial x_i}(x) a_i(x).$$

La formule (21) s'écrit alors sous la forme différentielle

$$d\phi(X_t) = \mathcal{L}\phi(X_t)dt + \mathcal{A}\phi(X_t) \cdot d\mathcal{W}_t.$$

#### 0.4 Invariance et ergodicité trajectorielle

Soit  $X$  un processus (*resp.* une chaîne) de Markov sur  $(\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P})$ , à valeurs dans  $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$  de fonction (*resp.* de probabilité) de transition  $P$  et soit  $\nu$  une probabilité sur  $(\mathbf{S}, \mathcal{S})$ .

**Définition 0.19.** (i) La probabilité  $\nu$  est dite invariante si pour tous réels  $t$  positif,

$$\nu \mathcal{P}_t = \nu \quad (\text{resp. } \nu \mathcal{P} = \nu).$$

Il est équivalent de dire que si  $\nu$  est la loi initiale, la loi de  $X_t$ , pour tout indice  $t$  positif est également  $\nu$ . Le processus  $X$  est alors stationnaire. En itérant cette relation, il est immédiat que pour tout entier  $n$  strictement positif,

$$\nu \mathcal{P}_t^n = \nu \quad (\text{resp. } \nu \mathcal{P}^n = \nu).$$

(ii) Une fonction  $f : \mathbf{S} \rightarrow \mathbf{R}$ , mesurable bornée ou positive est dite harmonique si

$$\mathcal{P}_t f = f, \forall t \geq 0 \quad (\text{resp. } \mathcal{P} f = f).$$

Il est équivalent de dire que la suite  $(f(X_t^x))_t$  vérifie la propriété de martingale pour toute condition initiale  $x \in \mathbf{S}$ . Plus précisément pour tout  $x \in \mathbf{S}$ ,

$$\mathbb{E}^x [f(X_{t+s}) | \mathcal{F}_s^X] = f(X_s), \quad s, t \geq 0, \quad \mathbb{P}^x\text{-p.s. .}$$

(iii) Un mesurable  $B \in \mathcal{S}$  est dit  $\nu$ -invariant si  $\nu$ -presque sûrement,

$$\mathcal{P}_t \mathbb{1}_B = \mathbb{1}_B \quad (\text{resp. } \mathcal{P} \mathbb{1}_B = \mathbb{1}_B).$$

(iv) Une probabilité  $\nu$  est ergodique, si elle est invariante et si tout borélien  $B$   $\nu$ -invariant est  $\nu$ -trivial, c.-à-d.  $\nu(B) \in \{0; 1\}$ . Il est équivalent de dire que les seules fonctions harmoniques sont  $\nu$ -presque sûrement constantes.

◇

Nous noterons  $\mathbf{M}_1^{\text{inv}}(\mathbf{S})$  l'ensemble des probabilités invariantes et  $\mathbf{M}_1^{\text{erg}}(\mathbf{S})$  le sous-ensemble formé des mesures ergodiques. Les définitions ci-dessus sont héritées de la théorie ergodique des systèmes dynamiques déterministes. Il est d'ailleurs aisé d'établir un parallèle entre cette théorie et les chaînes de Markov. En effet étant donné un espace probabilisable  $(\mathbf{E}, \mathcal{E})$ , un état initial  $X_0$  et une transformation mesurable  $\phi$  de cet espace dans lui-même, on lui associe naturellement la chaîne de Markov définie par  $X_{k+1} = \phi(X_k)$ ,  $k = 0, 1, \dots$  de noyau de transition

$$Q(x, B) := \mathbb{1}_B(\phi(x)) = \delta_{\phi(x)}(B).$$

Dans le vocabulaire des systèmes dynamiques, on dit qu'une transformation préserve la mesure  $\nu$ , ou qu'elle est invariante lorsque la mesure  $\nu$  est invariante pour la chaîne de Markov de noyau  $Q$ . Le théorème suivant, primordial pour la suite est un théorème ergodique trajectorien, au sens où il fait intervenir des moyennes temporelles le long des trajectoires de la chaîne de Markov  $X$ . La démonstration

est entièrement basée sur le théorème ergodique classique de Birkhoff, pour des transformations ergodiques.

**Théorème 0.20** (Théorème ergodique trajectorienl : cas discret).

Soient  $X$  une chaîne de Markov et  $\mu$  une probabilité invariante pour son noyau  $P$ . Pour toute fonction  $f \in \mathcal{L}_1(\mu)$ , il existe un mesurable  $B_f \in \mathcal{S}$  et une fonction  $\hat{f} \in \mathcal{L}_1(\mu)$  telle que  $\mu(B_f) = 1$ , et pour tout  $x \in B_f$

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} f(X_k) = \hat{f}(X_0), \quad \mathbb{P}^x\text{-p.s.} \quad (22)$$

De plus,

$$\int_{\mathbf{S}} f d\mu = \int_{\mathbf{S}} \hat{f} d\mu. \quad (23)$$

Dans le cas particulier où  $\mu$  est ergodique,  $\hat{f}$  est constante  $\mu$ -p.p., et ainsi pour tout  $x \in B_f$

$$\hat{f}(x) = \int_{\mathbf{S}} f d\mu.$$

**PREUVE du théorème 0.20 :** Soit  $\theta : \Omega \rightarrow \Omega$  l'application de décalage défini par

$$\omega = (x_0, x_1, \dots) \in \Omega \mapsto \theta(\omega) := (x_1, x_2, \dots).$$

L'application  $\theta$  est une transformation mesurable, et pour tout *cylindre* mesurable

$$A := B_1 \times B_2 \times \dots \in \mathcal{F} \quad \text{avec } B_k \in \mathcal{S}, \forall k,$$

$$\begin{aligned} \mathbb{P}^\mu(\theta^{-1}(A)) &= \int \int_{\mathbf{S}} \mu(dx) P(x, dx_1) \mathbb{P}^{x_1}(A) \quad [\text{par (8)}] \\ &= \int_{\mathbf{S}} \mu(dx_1) \mathbb{P}^{x_1}(A) \quad [\text{par invariance de } \mu] \\ &= \mathbb{P}^\mu(A) \quad [\text{par (8)}]. \end{aligned}$$

De ce fait

$$\mathbb{P}^\mu(A) = \mathbb{P}^\mu(\theta^{-1}(A)), \quad \forall A \in \mathcal{F}. \quad (24)$$

Autrement dit,  $\theta$  est une transformation mesurable préservant la mesure  $\mathbb{P}^\mu$ .

Soit une fonction  $f \in \mathcal{L}_1(\mu)$  fixée, et définissons  $h_f : \Omega \rightarrow \mathbf{R}$  par

$$h_f(\omega) := f \circ X_0(\omega) = f(x_0), \quad \forall \omega = (x_0, x_1, \dots) \in \Omega.$$

En utilisant l'égalité (9), il est clair que  $h_f \in \mathcal{L}_1(\mathbb{P}^\mu)$  car

$$\int_{\Omega} |h_f| d\mathbb{P}^\mu = \int_{\Omega} |f \circ X_0| d\mathbb{P}^\mu = \int_{\mathbf{S}} |f| d\mu < \infty.$$

Par le théorème ergodique de Birkhoff, *v.p.e.* Walters (1981 ; Thm. 1.14), il existe une fonction  $\hat{h}_f \in \mathcal{L}_1(\mathbb{P}^\mu)$  telle que

(i)

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} h_f \circ \theta^k = \hat{h}_f, \quad \mathbb{P}^\mu\text{-p.s. ;}$$

(ii) Pour  $\mathbb{P}^\mu$ -p.t.  $\omega \in \Omega$ , la limite  $\hat{h}_f$  est constante le long de la trajectoire  $(\theta^k(\omega))_k$ , *c.-à-d.*

$$\hat{h}_f \circ \theta = \hat{h}_f, \quad \mathbb{P}^\mu\text{-p.s. .}$$

(iii)

$$\int_{\Omega} \hat{h}_f d\mathbb{P}^\mu = \int_{\Omega} h_f d\mathbb{P}^\mu = \int_{\mathbf{S}} f d\mu ;$$

(iv) si de plus  $\mathbb{P}^\mu$  est ergodique alors  $\hat{h}_f$  est constante  $\mathbb{P}^\mu$ -p.s. et

$$\hat{h}_f = \int_{\Omega} h_f d\mathbb{P}^\mu, \quad \mathbb{P}^\mu\text{-p.s. .}$$

Mais  $h_f \circ \theta^k = f \circ X_k$ , et d'après (8), il existe un mesurable  $B_f \in \mathcal{S}$  avec  $\mu(B_f) = 1$

et tel que pour tout  $x \in B_f$

$$\frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} h_f \circ \theta^k = \frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} f(X^k) \xrightarrow[n \rightarrow \infty]{} \hat{h}_f, \quad \mathbb{P}^x\text{-p.s. .}$$

De plus, le point (ii) ci-dessus et la définition de la fonction  $h_f$  entraînent que la limite  $\hat{h}_f$  ne dépend que de l'état initial  $x_0$  d'une trajectoire  $\omega = (x_0, \dots)$  de  $\Omega$ . Elle peut donc se mettre sous la forme  $\hat{h}_f = \hat{f}(X_0)$  pour une certaine fonction  $\hat{f}$  de  $\mathcal{L}_1(\mu)$ . Ainsi au final, (iii) s'écrira

$$\int_{\Omega} \hat{h}_f d\mathbb{P}^\mu = \int_{\mathbf{S}} \hat{f} d\mu = \int_{\mathbf{S}} f d\mu.$$

Lorsque  $\mu$  est ergodique,  $\mathbb{P}^\mu$  l'est aussi et dans ce cas, (iv) assure que  $\hat{h}_f = \hat{f} \circ X_0$  est constante  $\mathbb{P}^\mu$ -p.s. . Alors pour tout  $x \in B_f$ ,  $\hat{f}$  est constante et

$$\hat{f}(x) = \int_{\mathbf{S}} \hat{f} d\mu = \int_{\mathbf{S}} f d\mu, \quad \forall x \in B_f.$$

■

La formulation en temps continu du théorème ergodique trajectorien 0.20 s'obtient à partir du théorème ergodique classique de Birkhoff en temps continu, *v.p.e.* Skorokhod (1989 ; Thm. 1). Les notations de l'énoncé ci-dessous sont celles de la sous-section 0.3.2 :

**Théorème 0.21** (Skorokhod (1989 ; Thm. 3)). *Soit  $\mu$  une mesure invariante pour un processus de Markov  $X$ . Pour toute fonction  $h \in \mathcal{L}_1(\mathbb{P}^\mu)$ , il existe une fonction  $\hat{h} \in \mathcal{L}_1(\mathbb{P}^\mu)$  telle que*

$$\hat{h} := \lim_{t \rightarrow \infty} \left( \int_0^t h \circ \theta_u du \right), \quad \mathbb{P}^\mu\text{-p.s. .}$$

*La fonction  $\hat{h}$  est harmonique c.-à-d.*

$$\mathbb{P}^\mu (\hat{h} \circ \theta_u \neq \hat{h}) = 0, \quad \forall u > 0,$$

et

$$\int \hat{h} d\mathbb{P}^\mu = \int h d\mathbb{P}^\mu.$$

En particulier lorsque  $\mathbb{P}^\mu$  est ergodique, alors la fonction  $\hat{h}$  est constante.  $\diamond$

Le théorème ergodique trajectorien (cas continu) s'énonce pour toute fonction  $f$  appartenant à  $\mathcal{L}_1(\mu)$  de façon similaire. La preuve se fait alors en posant

$$h_f = f \circ X_0$$

dans le théorème ci-dessus et en observant que

$$h_f \circ \theta_u = f \circ X_0 \circ \theta_u = f(X_u).$$

## CHAPITRE 1

### MODÈLE À TEMPS DISCRET ET PERSISTANCE

#### 1.1 Le modèle itératif

**N**ous nous intéressons aux interactions en environnement aléatoire, entre  $\mathbf{d}$  espèces d'une population donnée. Sans nuire à la généralité et par souci de simplification, posons

$$\mathbf{S} = \Delta = \left\{ x = (x_1, \dots, x_{\mathbf{d}})^t \in \mathbf{R}_+^{\mathbf{d}} \mid \sum_{i=1}^{\mathbf{d}} x_i = 1 \right\}.$$

Dans ce cas, l'hypothèse **H2** ci-dessous est superflue, puisque  $\Delta$ , simplexe unité de dimension  $\mathbf{d} - 1$  est compact. Néanmoins, cette hypothèse permettra de s'affranchir de cette contrainte, et de considérer des vecteurs de population plus généraux qui évoluent dans une région compact  $\mathbf{S}$  du cône positif  $\mathbf{R}_+^{\mathbf{d}}$ .

Désignons par  $X_n = (X_n^1, \dots, X_n^{\mathbf{d}})^t$  le vecteur colonne composé des densités de population de chaque espèce au temps  $n$ ,  $X_n^i$  est alors la densité (fréquence dans la population totale) de la  $i$ ème espèce au temps  $n$ . Pour rendre compte des fluctuations aléatoires de l'environnement, introduisons les variables aléatoires  $\xi_n, n = 1, 2, \dots$  qui représenteront l'état de l'environnement au temps  $n$ . La fonction d'utilité (ou fonction de coût) de l'espèce  $i$ , au temps (présent)  $n + 1$  dépend alors de l'état (passé) de la population au temps  $n$  et de la nature (présente) de l'environnement au temps  $n + 1$ . Sous ces hypothèses, l'évolution dans le temps du vecteur des densités de population est donnée par le modèle itératif décrit par l'équation aux différences stochastiques suivante :

$$\boxed{X_{n+1} = X_n * f(X_n, \xi_{n+1})}, \quad (\mathbf{M})$$

où le symbole “\*” désigne le produit d'Hadamard, *c.-à-d.* le produit composante par composante : pour  $u, v \in \mathbf{R}^{\mathbf{d}}$ ,  $u * v := (u_1 v_1, \dots, u_{\mathbf{d}} v_{\mathbf{d}})^t$ .

Supposons satisfaites les quatre hypothèses ci-dessous :

**H1** :  $\xi_n, n = 1, 2, \dots$  est une suite de variables aléatoires *i.i.d.* définies sur l'espace  $(\Omega, \mathcal{F})$ , de loi commune  $\mathbf{m}$ , à valeurs dans un espace mesurable  $(\mathbf{E}, \mathcal{E})$ . De plus, elles sont indépendantes de  $X_0$  ;

**H2** : il existe un compact  $\mathbf{S}$  du cône positif  $\mathbf{R}_+^{\mathbf{d}}$  tel que pour tout  $n \geq 0$ ,  $X_n \in \mathbf{S}$  ;

**H3** :  $f_i : (x, \xi) \in \mathbf{S} \times E \mapsto f_i(x, \xi) \in \mathbf{R}$ , est une fonction strictement positive, continue en  $x$  et mesurable en  $\xi$  ;

**H4** : pour tout  $i = 1, \dots, \mathbf{d}$ ,

$$\sup_{x \in \mathbf{S}} \int_E \log(f_i(x, \xi))^2 \mathbf{m}(d\xi) < \infty.$$

les hypothèses **H1** et **H3** garantissent que  $X$  est une chaîne de Markov *fellérienne* (de Feller) : son noyau de transition  $P$  définie par

$$P(x, B) = \int_E \mathbb{1}_B(x * f(x, \xi)) \mathbf{m}(d\xi), \quad \forall B \in \mathcal{S}, x \in \mathbf{S},$$

transforme toute fonction continue bornée en une fonction continue. Plus précisément, la fonction  $\mathcal{P}h$  est continue, chaque fois que  $h$  est continue bornée.

## 1.2 Taux d'invasion

Soit  $X_0 = x \in \mathbf{S}$ , tel que  $x_i$  soit strictement positif pour  $i = 1, \dots, \mathbf{d}$ . L'équation aux différences stochastiques **(M)** est équivalente à

$$\log(X_{n+1}^i) - \log(X_n^i) = \log(f_i(X_n, \xi_{n+1})).$$

En particulier

$$\log(X_1^{x,i}) - \log(x_i) = \log(f_i(x, \xi_1)).$$

Posons

$$\lambda_i(x) := \mathbb{E} [\log(f_i(x, \xi_1))] = \int_E \log(f_i(x, \xi)) \mathbf{m}(d\xi).$$

$\lambda_i(x)$  représente alors le (logarithme du) taux de croissance espéré par individu si la population est dans l'état initial  $x$ . Lorsque  $\lambda_i(x)$  est strictement positif (*resp.* strictement négatif), l'espèce  $i$  a tendance à croître (*resp.* à décroître). Soit  $\mu$  une

probabilité invariante pour  $X$ , le taux d'invasion de l'espèce  $i$  par rapport à  $\mu$ , noté  $\lambda_i(\mu)$ , est défini par

$$\lambda_i(\mu) := \mu(\lambda_i) = \int_{\mathbf{S}} \lambda_i(x) \mu(dx).$$

La proposition suivante justifie la terminologie de taux d'invasion.

**Proposition 1.1.** *Pour toute probabilité invariante  $\mu$  et pour tout  $i \in \{1, \dots, \mathbf{d}\}$ , il existe une application bornée  $\widehat{\lambda}_i : \mathbf{S} \rightarrow \mathbf{R}$  telle que :*

(i) *Pour  $\mu$ -p.t. état initial  $x \in \mathbf{S}$ ,*

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} \log f_i(X_k^x, \xi_{k+1}) = \widehat{\lambda}_i(x), \quad \mathbb{P}^x\text{-p.s.};$$

(ii)

$$\lambda_i(\mu) = \int_{\mathbf{S}} \lambda_i(x) \mu(dx) = \int_{\mathbf{S}} \widehat{\lambda}_i(x) \mu(dx).$$

*De plus si  $\mu$  est ergodique, alors  $\widehat{\lambda}_i$  est constante  $\mu$ -p.s. et donc*

$$\widehat{\lambda}_i(x) = \lambda_i(\mu) \quad \mu\text{-p.s.} .$$

(iii) *Si  $\mu(\{x \in \mathbf{S} \mid x_i > 0\}) = 1$ , alors  $\lambda_i(\mu) = 0$ .* ♦

Lorsque  $\mu$  est ergodique, la proposition précédente entraîne que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} \log f_i(X_k^x, \xi_{k+1}) = \lambda_i(\mu), \quad \mu\text{-p.t. } x \in \mathbf{S}.$$

Le taux d'invasion par rapport à la mesure ergodique  $\mu$ , de l'espèce  $i$ , représente alors la moyenne asymptotique des taux de croissance par individu de l'espèce  $i$ . En théorie ergodique, cette situation se résume usuellement par : *la moyenne temporelle converge vers la moyenne spatiale*. De plus, les ensembles  $\{x \in \mathbf{S} : x_i = 0\}$  étant invariants par la dynamique  $(\mathbf{M})$ , ils sont  $\mu$ -triviaux *c.-à-d.* de mesure nulle ou totale. Il est donc possible de définir l'ensemble  $\text{supp}(\mu) \subset \{1, \dots, \mathbf{d}\}$  comme étant l'ensemble des indices  $i$  tels que  $x_i$  est strictement positif pour  $\mu$ -presque tout  $x$ , si et seulement si  $i$  appartient à  $\text{supp}(\mu)$ . La proposition précédente implique alors

que  $\lambda_i(\mu)$  est nul pour tout  $i$  dans  $\text{supp}(\mu)$ . Intuitivement, la moyenne asymptotique des taux de croissance par individu est nulle pour toutes les espèces dans  $\text{supp}(\mu)$ . Autrement dit, les espèces de  $\text{supp}(\mu)$  tendent à se maintenir en moyenne dans la population.

Dans toute la suite, on dira qu'une mesure  $\mu$  est portée<sup>1</sup> par un mesurable  $A$  lorsque  $\mu(A) = 1$ . En particulier lorsque  $\mu(\{x \mid x_i > 0\}) = 1$ , on dira plus simplement que la mesure  $\mu$  est portée par l'espèce  $i$ , ou que l'espèce  $i$  est *supportée* par la mesure  $\mu$ .

La démonstration des points (i) et (ii) utilise le lemme 1.2 suivant qui est une conséquence de la loi des grands nombres pour les martingales de carré intégrable et du théorème ergodique trajectorien 0.20. Le point (iii) s'obtiendra par application du principe de récurrence de Poincaré.

**Lemme 1.2.** *Soit  $g : \mathbf{S} \times E \rightarrow \mathbf{R}$  une fonction mesurable telle que*

$$K_g := \sup_{x \in \mathbf{S}} \int_E g(x, \xi)^2 \mathbf{m}(d\xi) < \infty,$$

*et posons pour tout  $x \in \mathbf{S}$*

$$\bar{g}(x) := \mathbb{E}^x [g(X_0, \xi)] = \int_E g(x, \xi) \mathbf{m}(d\xi).$$

*Alors*

(i) *pour tout état initial  $x \in \mathbf{S}$ ,*

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{\sum_{k=0}^{n-1} g(X_k^x, \xi_{k+1}) - \sum_{k=0}^{n-1} \bar{g}(X_k^x)}{n} = 0, \quad \mathbb{P}^x\text{-p.s.}$$

(ii) *Soit  $\mu$  une probabilité invariante pour la chaîne  $(X_n)$ , alors il existe une application mesurable, bornée  $\hat{g}$  de  $\mathbf{S}$  dans  $\mathbf{R}$  telle que pour  $\mu$ -presque tout état initial  $x$  dans  $\mathbf{S}$ ,*

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} g(X_k^x, \xi_{k+1}) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} \bar{g}(X_k^x) = \hat{g}(x), \quad \mathbb{P}^x\text{-p.s.}$$

---

1. À ne pas confondre avec le support d'une mesure qui est le plus petit mesurable fermé  $B$  de mesure totale. Par contre si  $\mu$  est portée par  $A$ , alors  $B \subset A$ .

Et,

$$\int_{\mathbf{S}} \bar{g} d\mu = \int_{\mathbf{S}} \hat{g} d\mu.$$

Si de plus  $\mu$  est ergodique alors  $\hat{g}$  est constante  $\mu$ -presque partout et

$$\hat{g} = \int_{\mathbf{S}} \bar{g} d\mu, \quad \mu\text{-p.s. .}$$

◇

**PREUVE du lemme 1.2 :**

(i) Soit  $M$  le processus défini par  $M_0 = 0$  et pour tout  $n \geq 1$  par la formule itérative

$$M_n = \sum_{k=1}^n (g(X_{k-1}, \xi_k) - \bar{g}(X_{k-1})).$$

Alors

$$M_n - M_{n-1} = g(X_{n-1}, \xi_n) - \bar{g}(X_{n-1}), \quad (1.1)$$

et comme

$$X_n = X_{n-1} * f(X_{n-1}, \xi_n),$$

il vient que

$$\mathcal{F}_n^X = \sigma(X_0, X_1, \dots, X_n) = \sigma(X_0, \xi_1, \dots, \xi_n).$$

Ainsi,  $M_n$  est  $\mathcal{F}_n^X$ -adaptée et  $\xi_n$  est indépendant de  $\mathcal{F}_{n-1}^X$ , par l'hypothèse **(H1)**. En utilisant les propriétés de l'espérance conditionnelle<sup>2</sup> et la définition de la fonction  $\bar{g}$ , il vient que pour tout  $n \geq 1$ ,

$$\mathbb{E}^x [g(X_{n-1}, \xi_n) | \mathcal{F}_{n-1}^X] = \bar{g}(X_{n-1}^x), \quad \mathbb{P}^x\text{-p.s. ,}$$

et par l'égalité (1.1), il est équivalent de dire que  $M$  vérifie la propriété de martingale :

$$\mathbb{E}^x [M_n - M_{n-1} | \mathcal{F}_{n-1}^X] = 0, \quad \mathbb{P}^x\text{-p.s. .}$$

Prouvons à présent par récurrence que  $M_n$  est de carré intégrable.  $M_0$  est trivialement

---

2. Soient  $X$  et  $Y$  deux vecteurs aléatoires indépendants et  $\varphi$  une fonction telle que  $\mathbb{E} [|\varphi(X, Y)|] < \infty$  et posons  $g(x) := \mathbb{E} [\varphi(x, Y)]$ . Alors  $\mathbb{E} [\varphi(X, Y) | X] = g(X)$  p.s., v.p.e. Durett (2005 ; Ex. 1.5, Chap. 4).

de carré intégrable, supposons que  $\mathbb{E}^x [M_k^2]$  est finie pour  $k = 1, 2, \dots, n-1$ .

$$\begin{aligned} \mathbb{E}^x [M_n^2] &= \mathbb{E}^x [(M_n - M_{n-1} + M_{n-1})^2] \\ &= \mathbb{E}^x [(M_n - M_{n-1})^2] + 2\mathbb{E}^x [M_n M_{n-1}] - \mathbb{E}^x [M_{n-1}^2] \\ &= \mathbb{E}^x [(M_n - M_{n-1})^2] + \mathbb{E}^x [M_{n-1}^2]. \end{aligned}$$

La dernière égalité découle du fait que

$$\begin{aligned} \mathbb{E}^x [M_n M_{n-1}] &= \mathbb{E}^x [\mathbb{E}^x [M_n M_{n-1} | \mathcal{F}_{n-1}]] = \mathbb{E}^x [M_{n-1} \mathbb{E}^x [M_n | \mathcal{F}_{n-1}]] \\ &= \mathbb{E}^x [M_{n-1}^2]. \end{aligned}$$

Il reste alors à prouver que la différence de martingale  $M_n - M_{n-1}$  est de carré intégrable. Posons

$$h(y) := \mathbb{E}^x [(g(y, \xi_n) - \bar{g}(y))^2].$$

Alors

$$\mathbb{E}^x [(M_n - M_{n-1})^2] = \mathbb{E}^x [(g(X_{n-1}, \xi_n) - \bar{g}(X_{n-1}))^2] = h(X_{n-1}),$$

et

$$\begin{aligned} h(y) &\leq \mathbb{E}^x [(|g(y, \xi_n)| + |\bar{g}(y)|)^2] \\ &\leq \mathbb{E}^x [g^2(y, \xi_1)] + \bar{g}^2(y) + 2|\bar{g}(y)| \cdot \mathbb{E}^x [|g(y, \xi_1)|] \\ &\leq \mathbb{E}^x [g^2(y, \xi_1)] + \overline{|g|}^2(y) + 2\overline{|g|}^2(y) \\ &\leq 4K_g, \end{aligned}$$

où  $\overline{|g|}(y) = \int_E |g(y, \xi)| \mathbf{m}(d\xi)$ . La dernière majoration résulte d'une double utilisation de l'inégalité de Jensen :

$$K_g \geq \int_E g^2(y, \xi) \mathbf{m}(d\xi) \geq \left( \int_E |g(y, \xi)| \mathbf{m}(d\xi) \right)^2 \geq \left( \int_E g(y, \xi) \mathbf{m}(d\xi) \right)^2.$$

Puisque par hypothèse  $K_g < \infty$ ,  $\mathbb{E}^x [(M_n)^2] < \infty$ , et à fortiori  $\mathbb{E}^x [|M_n|] < \infty$ . Ainsi  $M := (M_n)_{n \geq 0}$  est une  $\{\mathcal{F}_n\}$ -martingale, de carré intégrable. Il est alors licite de définir sa variation quadratique. C'est le processus croissant, prévisible, défini par  $\langle M \rangle_0 = 0$  et pour tout  $n \geq 1$ ,

$$\begin{aligned} \langle M \rangle_n &:= \sum_{k=1}^n \mathbb{E}^x [(M_k - M_{k-1})^2 | \mathcal{F}_{k-1}^X] \\ &= \sum_{k=1}^n \mathbb{E}^x [(g(X_{k-1}, \xi_k) - \bar{g}(X_{k-1}))^2 | \mathcal{F}_{k-1}^X]. \end{aligned}$$

Un calcul direct<sup>3</sup> montre qu'il s'agit bien de la variation quadratique du processus  $M$ . Remarquons que  $\langle M \rangle_n \leq 4nK_g$ . D'après la loi des grands nombres pour les martingales de carré intégrable, voir Duflo (1996; Thm. 1.III.11), pour tout  $x \in \mathbf{S}$ ,

► sur le mesurable  $\{\langle M \rangle_\infty^x < \infty\}$ ,

$$M_n^x \xrightarrow[n \rightarrow \infty]{} M_\infty^x, \quad \mathbb{P}^x\text{-p.s.} \quad \text{et} \quad M_\infty^x < \infty,$$

donc

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{M_n^x}{n} = 0, \quad \mathbb{P}^x\text{-p.s.}$$

► sur le mesurable  $\{\langle M \rangle_\infty^x = \infty\}$ ,

$$\frac{M_n^x}{\langle M \rangle_n^x} \xrightarrow[n \rightarrow \infty]{} 0, \quad \mathbb{P}^x\text{-p.s.}$$

et puisque

$$\frac{M_n}{n} \leq \frac{4K_g M_n}{\langle M \rangle_n},$$

alors

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{M_n^x}{n} = 0, \quad \mathbb{P}^x\text{-p.s.}$$

3.  $\mathbb{E} [M_{n+1}^2 - \langle M \rangle_{n+1} - (M_n^2 - \langle M \rangle_n) | \mathcal{F}_n^X] = 0$ , en utilisant le fait que  $\langle M \rangle_{n+1} - \langle M \rangle_n = \mathbb{E} [M_{n+1}^2 | \mathcal{F}_n^X] - M_n^2$ .

Au final, pour tout  $x \in \mathbf{S}$ ,

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \left( \sum_{k=0}^{n-1} g(X_k^x, \xi_{k+1}) - \sum_{k=0}^{n-1} \bar{g}(X_k^x) \right) = 0 \quad \mathbb{P}^x\text{-p.s. .}$$

(ii) est une application directe du théorème ergodique trajectorien 0.20 appliqué à la fonction mesurable bornée  $\bar{g} : \mathbf{S} \rightarrow \mathbf{R}$ .  $\square$

**PREUVE de la proposition 1.1 :**

Les points (i) et (ii) découlent du lemme 1.2 précédent appliqué à la fonction  $g(x, \xi) = \log f_i(x, \xi)$ . La moyenne  $\bar{g}(x)$  correspond à  $\lambda_i(x)$  et la limite  $\hat{g}$ , notée dans la suite  $\hat{\lambda}_i$  vérifie

$$\lambda_i(\mu) = \int_{\mathbf{S}} \hat{\lambda}_i d\mu.$$

(iii) Pour tout  $i = 1, 2, \dots, \mathbf{d}$  et  $\eta > 0$ , posons

$$S^{i,\eta} := \{x \in \mathbf{S} \mid x_i \geq \eta\}.$$

C'est l'ensemble des états de la population dans lesquels la fréquence des individus de l'espèce  $i$  excède le seuil  $\eta$ . Supposons que  $\mu(\{x \in \mathbf{S} \mid x_i > 0\}) = 1$ . Il existe alors un réel  $\eta \geq 0$  tel que  $\mu(S^{i,\eta}) > 0$ . Soit alors

$$\eta^* := \sup \left\{ \eta \in [0, 1] \mid \mu(S^{i,\eta}) > 0 \right\}.$$

D'après le théorème de récurrence de Poincaré, *v.p.e.* Walters (1981 ; Thm. 1.4), pour tout  $\eta \leq \eta^*$  et pour  $\mu$ -p.t. point  $x \in S^{i,\eta}$ ,  $\mathbb{P}^x$ -presque toutes les trajectoires issues de  $x$  retournent infiniment souvent dans  $S^{i,\eta}$ . Autrement dit : pour  $\eta \leq \eta^*$ , il existe un borélien  $\tilde{S}^{i,\eta} \subset S^{i,\eta}$  avec  $\mu(\tilde{S}^{i,\eta}) = \mu(S^{i,\eta})$  tel que pour tout  $x \in \tilde{S}^{i,\eta}$ ,

$$\mathbb{P}^x \left( \left\{ \omega \mid \exists 0 < n_1 < n_2 < \dots, \text{ avec } X_{n_j}^{x,i}(\omega) \in \tilde{S}^{i,\eta}, \forall j \geq 1 \right\} \right) = 1.$$

Ainsi

$$\lim_{n \rightarrow \infty} X_n^{x,i} \neq 0, \quad \mathbb{P}^x\text{-p.s. .}$$

Ceci entraîne que pour tout  $\eta \leq \eta^*$  et pour  $\mu$ -p.t. point  $x \in S^{i,\eta}$ , on a :

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} \log f_i(X_k^x, \xi_{k+1}) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{\log(X_n^{x,i}) - \log x_i}{n} = 0 \quad \mathbb{P}^x\text{-p.s.} \quad (1.2)$$

De ce fait, pour tout  $\eta \leq \eta^*$ ,  $\widehat{\lambda}_i(x) = 0$  pour  $\mu$ -p.t.  $x \in S^{i,\eta}$ , ce qui implique que  $\widehat{\lambda}_i(x) = 0$  pour  $\mu$ -p.t.  $x$  appartenant à

$$\bigcup_{n \geq 1} S^{i,1/n} = \{x \in \mathbf{S} \mid x_i > 0\}.$$

Donc, au final

$$\lambda_i(\mu) = \int_{\mathbf{S}} \widehat{\lambda}_i(x) \mu(dx) = 0.$$

■

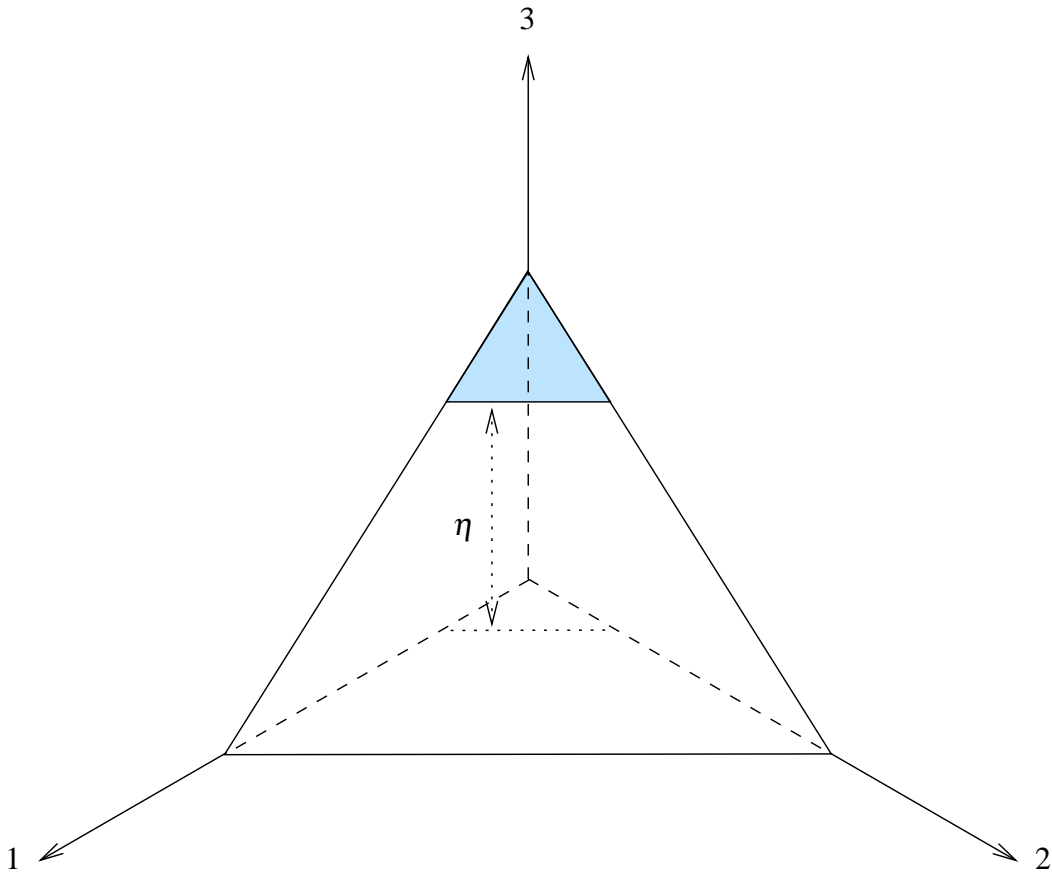


Figure 1.1 – L'ensemble  $\mathbf{S}^{3,\eta}$

### 1.3 Persistance

Il y a deux façons d'appréhender la persistance à travers le comportement asymptotique de la chaîne  $X$ . Dans un premier temps, on peut se demander quelle sera la loi asymptotique des  $X_n$ ? Par exemple, quelle est la probabilité que la population excède un seuil  $\eta$  en temps long *c.-à-d.*  $\mathbb{P}(X_n \geq (\eta, \dots, \eta))$  pour  $n$  grand? La réponse à cette question fournit des informations sur ce qui se passe pour de nombreuses réalisations indépendantes de la dynamique : observer plusieurs trajectoires indépendantes  $\omega$ , et estimer la loi de celles qui excèdent le seuil fixé. Le théorème 1.13 fournit une réponse à cette question.

Alternativement, il est également utile de s'intéresser aux statistiques associées à une seule réalisation du processus  $X$ . Pour  $\omega$  fixé, il est alors légitime de se demander quelle est la fraction de temps durant laquelle  $X(\omega)$  dépasse un seuil  $\eta$  fixé? C'est l'objet du théorème 1.3.

Pour aborder ces questions, il est naturel d'introduire les mesures empiriques ou *trajectoires* d'occupation notées  $\pi_n, n \geq 1$ , et définies pour tout  $x \in \mathbf{S}, B \in \mathcal{S}$  et  $\omega \in \Omega$  par

$$\pi_n^x(\omega, B) = \frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} \delta_{X_k^x(\omega)}(B) = \frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} \mathbb{1}_B(X_k^x(\omega)).$$

Elles représentent le nombre moyen d'excursions de la trajectoire  $X^x(\omega)$ , dans le mesurable  $B$  jusqu'à la date  $n-1$ . Ces mesures sont liées aux mesures conditionnelles d'occupation à  $n$  pas  $P^{(n)}$ , par la relation

$$P^{(n)}(x, B) := \frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} P^k(x, B) = \mathbb{E}^x[\pi_n^x(\cdot, B)].$$

Nous omettrons quelquefois de mentionner explicitement la trajectoire  $\omega$ , lorsque cela ne prête pas à confusion, et nous écrirons simplement  $\pi_n^x$ . Les mêmes artifices de notation seront utilisés pour désigner les points limites de la suite  $(\pi_n^x)_n$ . Rappelons que  $\mu$  est un point (une probabilité) limite de la suite  $(\pi_n)_n$  si et seulement si  $\mu$  appartient à l'adhérence de  $\{\pi_n, n \geq 0\} \setminus \{\mu\}$ . Dans le cas de l'espace topologique séparé  $\mathbf{S}$ , tout point limite d'une suite de probabilités de  $\mathbf{M}_1(\mathbf{S})$  est également un

point d'accumulation. Pour tout  $\eta > 0$ , notons également

$$\mathbf{S}_\eta = \left\{ x \in \mathbf{S} \mid \min_{1 \leq i \leq d} x_i \leq \eta \right\}.$$

C'est l'ensemble des états dans lesquels au moins une des espèces est en proportion plus petite ou égale à  $\eta$ ,  $\mathbf{S}_o$  désignera l'ensemble des états dans lesquels une ou plusieurs espèces sont éteintes. Posons enfin  $\mathbf{S}' = \mathbf{S} \setminus \mathbf{S}_o$ . Par abus de langage  $\mathbf{S}_\eta$ ,  $\mathbf{S}'$  et  $\mathbf{S}_o$  seront *resp.* dénotés  $\eta$ -bord, intérieur et bord de  $\mathbf{S}$ .

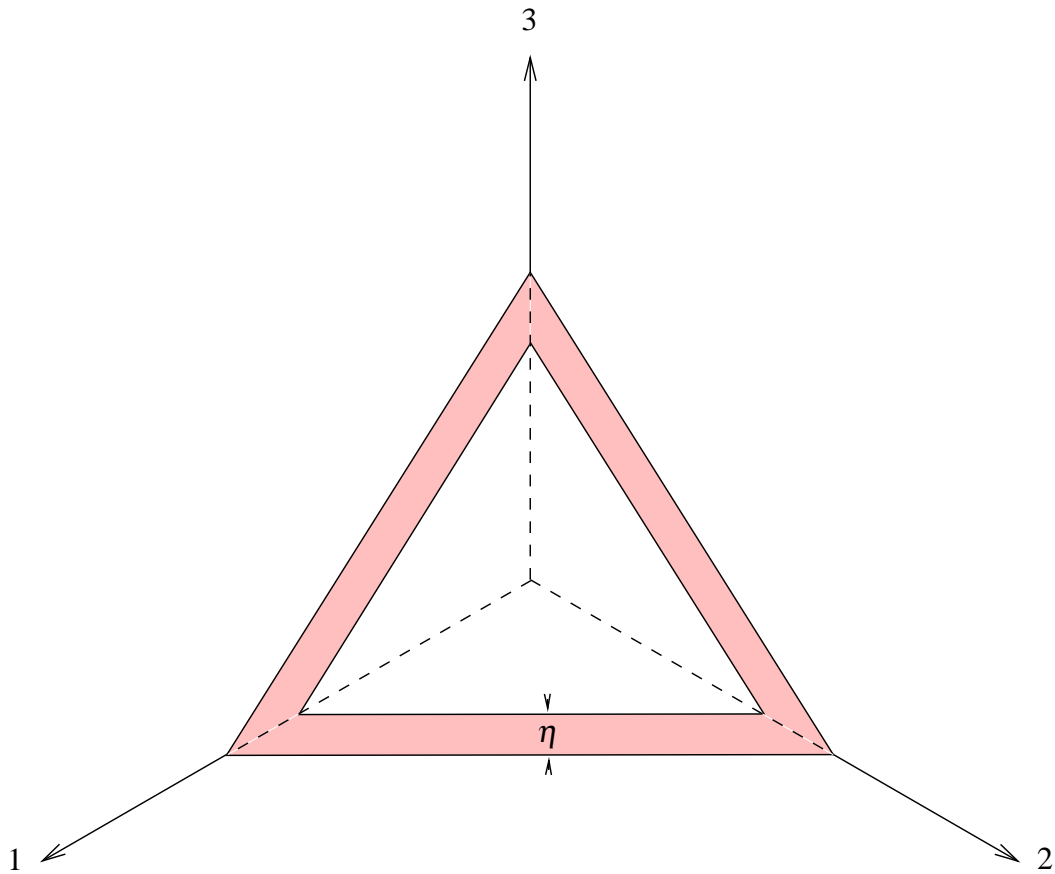


Figure 1.2 – Le  $\eta$ -bord :  $\mathbf{S}_\eta$

**Théorème 1.3 (Persistance).**

Supposons que soit vérifiée l'une des deux conditions de persistance équivalentes suivantes :

- (i) pour toute probabilité invariante  $\mu$  à support dans  $\mathbf{S}_o$ ,

$$\lambda_*(\mu) := \max_{1 \leq i \leq d} \lambda_i(\mu) > 0,$$

- (ii) Il existe  $p \in \Delta$  tel que

$$\sum_{i=1}^d p_i \lambda_i(\mu) > 0,$$

pour toute mesure ergodique  $\mu$  à support dans  $\mathbf{S}_o$ .

Alors pour tout état initial  $x \in \mathbf{S}'$ , et tout  $\varepsilon > 0$ , il existe un réel  $\eta > 0$  tel que

$$\limsup_{n \rightarrow \infty} \pi_n^x(\mathbf{S}_\eta) \leq \varepsilon \quad \mathbb{P}^x\text{-p.s. .}$$

**PREUVE du théorème 1.3 :**

Ce théorème se démontre en trois étapes. Dans un premier temps, le lemme 1.4 établira l'équivalence entre les points (i) et (ii). Ensuite le lemme 1.6 donne le résultat souhaité, pour une probabilité invariante  $\mu$  portée par  $\mathbf{S}'$ , *c.-à-d.* vérifiant  $\mu(\mathbf{S}') = 1$ . Enfin, le lemme 1.7 établira que toute probabilité limite de la suite des mesures empiriques est une probabilité invariante portée par  $\mathbf{S}'$ .

**Lemme 1.4.** *Sont équivalentes*

- (i) *pour toute probabilité invariante  $\mu$  à support dans  $\mathbf{S}_o$ ,*

$$\lambda_*(\mu) := \max_{1 \leq i \leq d} \lambda_i(\mu) > 0,$$

- (ii) *Il existe  $p \in \Delta$  tel que*

$$\sum_{i=1}^d p_i \lambda_i(\mu) > 0,$$

*pour toute mesure ergodique  $\mu$  à support dans  $\mathbf{S}_o$ .*

◇

**PREUVE du lemme 1.4 :**

(a) Pour toute mesure  $\mu$  de  $\mathbf{M}_1^{\text{inv}}(\mathbf{S}_o)$ ,

$$\lambda_*(\mu) := \max_{1 \leq i \leq \mathbf{d}} \lambda_i(\mu) = \max_{p \in \Delta} \sum_{i=1}^{\mathbf{d}} p_i \lambda_i(\mu).$$

En effet pour tout  $p \in \Delta$ ,  $\lambda_*(\mu) = \sum_{i=1}^{\mathbf{d}} p_i \lambda_*(\mu) \geq \sum_{i=1}^{\mathbf{d}} p_i \lambda_i(\mu)$ , et pour tout indice  $i = 1, \dots, \mathbf{d}$ ,  $\lambda_i(\mu) \leq \max_{p \in \Delta} \sum_{i=1}^{\mathbf{d}} p_i \lambda_i(\mu)$  (en choisissant par exemple  $p$  comme étant le  $i$ ème vecteur de la base canonique de  $\mathbf{R}^{\mathbf{d}}$ ).

(b)

$$\min_{\mu \in \mathbf{M}_1^{\text{inv}}(\mathbf{S}_o)} \max_{p \in \Delta} \sum_{i=1}^{\mathbf{d}} p_i \lambda_i(\mu) = \max_{p \in \Delta} \min_{\mu \in \mathbf{M}_1^{\text{inv}}(\mathbf{S}_o)} \sum_{i=1}^{\mathbf{d}} p_i \lambda_i(\mu).$$

Cette égalité découle de la version ci-dessous du théorème du minimax, *v.p.e.* Simons (1998) :

**Théorème 1.5 (Minimax).** *Soient  $E$  et  $F$  deux espaces vectoriels topologiques de Hausdorff (séparés) et  $\Gamma : E \times F \rightarrow \mathbf{R}$  une application bilinéaire continue. Si  $A$  et  $B$  sont deux sous-ensembles non vides, convexes et compacts resp. de  $E$  et  $F$  alors*

$$\min_{a \in A} \max_{b \in B} \Gamma(a, b) = \max_{b \in B} \min_{a \in A} \Gamma(a, b).$$

◇

Il suffit alors de poser

$$E = \mathbf{M}(\mathbf{S}), F = \mathbf{R}^{\mathbf{d}}, A = \mathbf{M}_1^{\text{inv}}(\mathbf{S}_o), B = \Delta \text{ et } \Gamma(\mu, p) = \sum_{i=1}^{\mathbf{d}} p_i \lambda_i(\mu).$$

D'après Walters (1981 ; Thm. 6.10),  $A$  est non vide, convexe et compact.

(c) Pour tout  $p \in \Delta$ ,

$$\Gamma_*(p) := \min_{\mu \in \mathbf{M}_1^{\text{inv}}(\mathbf{S}_o)} \Gamma(p, \mu) = \min_{\mu \in \mathbf{M}_1^{\text{erg}}(\mathbf{S}_o)} \Gamma(p, \mu) = \Gamma(p, \nu),$$

où  $\nu$  est un élément de  $\mathbf{M}_1^{\text{erg}}(\mathbf{S}_o)$ .

Pour démontrer cette égalité, il suffit de prouver que le minimum  $\Gamma_*(p)$  est atteint

en une mesure ergodique  $\nu$  à support dans  $\mathbf{S}_o$ . À cet égard, posons

$$C = \{ \mu \in \mathbf{M}_1^{\text{inv}}(\mathbf{S}_o) \mid \Gamma(p, \mu) = \Gamma_*(p) \}.$$

Comme l'application  $\Gamma$  est continue et  $\mathbf{M}_1^{\text{inv}}(\mathbf{S}_o)$  est compact, l'ensemble (convexe)  $C$  est non vide et fermé, donc à fortiori compact<sup>4</sup>. Ses points extrêmes<sup>5</sup> sont exactement les points extrêmes de  $\mathbf{M}_1^{\text{inv}}(\mathbf{S}_o)$ . En effet supposons qu'il existe une mesure  $\mu$  extrême de  $C$  et non extrême de  $\mathbf{M}_1^{\text{inv}}(\mathbf{S}_o)$ . Il existerait alors deux mesures distinctes  $\mu_1$  et  $\mu_2$  dans  $\mathbf{M}_1^{\text{inv}}(\mathbf{S}_o)$  et un réel  $t \in ]0, 1[$  tel que  $\mu = t\mu_1 + (1-t)\mu_2$ . Ainsi  $\Gamma(p, \mu) = t\Gamma(p, \mu_1) + (1-t)\Gamma(p, \mu_2)$  serait compris dans le segment d'extrémités  $\Gamma(p, \mu_1)$  et  $\Gamma(p, \mu_2)$ . Ceci conduirait à l'égalité  $\Gamma(p, \mu_1) = \Gamma(p, \mu_2) = \Gamma(p, \mu)$  puisque  $\mu \in C$  réalise le minimum  $\Gamma_*(p)$ . Donc on aurait  $\mu_1, \mu_2 \in C$ , impossible car on a supposé que  $\mu$  est extrémal de  $C$ .

De plus, Walters (1981 ; Thm. 6.10) assure qu'une mesure est extrémale de  $\mathbf{M}_1^{\text{inv}}(\mathbf{S}_o)$  si et seulement si elle est ergodique. Il existe<sup>6</sup> alors au moins une mesure  $\nu$  appartenant à  $\mathbf{M}_1^{\text{erg}}(\mathbf{S}_o)$  qui réalise le minimum  $\Gamma_*(p)$ . Donc

$$\Gamma_*(p) = \min_{\mu \in \mathbf{M}_1^{\text{inv}}(\mathbf{S}_o)} \Gamma(p, \mu) \leq \min_{\mu \in \mathbf{M}_1^{\text{erg}}(\mathbf{S}_o)} \Gamma(p, \mu) \leq \Gamma(p, \nu) = \Gamma_*(p).$$

Au final,

$$\begin{aligned} \min_{\mu \in \mathbf{M}_1^{\text{inv}}(\mathbf{S}_o)} \lambda_*(\mu) &= \min_{\mu \in \mathbf{M}_1^{\text{inv}}(\mathbf{S}_o)} \max_{p \in \Delta} \sum_i^d p_i \lambda_i(\mu) \quad [\text{par (a)}] \\ &= \max_{p \in \Delta} \min_{\mu \in \mathbf{M}_1^{\text{inv}}(\mathbf{S}_o)} \sum_i^d p_i \lambda_i(\mu) \quad [\text{par (b)}] \\ &= \max_{p \in \Delta} \min_{\mu \in \mathbf{M}_1^{\text{erg}}(\mathbf{S}_o)} \sum_i^d p_i \lambda_i(\mu) \quad [\text{par (c)}]. \end{aligned}$$

□

---

4. Toute partie fermée d'un compact est compact.

5. Soit  $C$  un sous-ensemble convexe d'un  $\mathbf{R}$ -espace vectoriel. Un point  $x \in C$  est extrémal (point extrême) de  $C$ , s'il n'existe aucune représentation  $x = t \cdot y + (1-t) \cdot z$ , avec  $y \neq z \in C$  et  $t \in (0, 1)$ .

6. L'existence d'un point extrême d'un ensemble non vide, convexe, compact est une conséquence immédiate du théorème de Krein et Milman (1940).

**Lemme 1.6.** *Supposons vérifiées l'une des hypothèses équivalentes de persistance.*

*Pour tout  $\varepsilon > 0$ , il existe un réel  $\eta > 0$  tel que :*

*pour toute probabilité invariante  $\mu$  vérifiant  $\mu(\mathbf{S}^t) = 1$ ,  $\mu(\mathbf{S}_\eta) \leq \varepsilon$ . ◇*

**PREUVE du lemme 1.6 :**

Supposons le contraire, *c.-à-d.*

$$\exists \varepsilon > 0 : \forall n > 0, \exists \mu_n \text{ invariant avec } \mu_n(\mathbf{S}^t) = 1 \text{ et } \mu_n(\mathbf{S}_{1/n}) > \varepsilon.$$

Soit  $\mu$  un point d'adhérence de la suite  $(\mu_n)_{n \geq 1}$ , pour la topologie faible. Une telle limite existe toujours puisque pour cette topologie l'ensemble des mesures invariantes de  $\mathcal{P}(\mathbf{S})$  est compact. En particulier,  $\mu$  est ergodique. Sans nuire à la généralité nous supposons que  $\mu_n \xrightarrow{fbt} \mu$ . Nous allons établir la contradiction en deux étapes.

► Soit  $n \geq 1$  fixé.

D'après le théorème du portemanteau, *v.p.e.* Billingsley (1999 ; Thm. 2.1), appliqué au fermé  $\mathbf{S}_{1/n}$ ,

$$\mu(\mathbf{S}_{1/n}) \geq \overline{\lim}_{m \rightarrow \infty} \mu_m(\mathbf{S}_{1/n}) := \lim_{m \rightarrow \infty} \left[ \sup_{k \geq m} \mu_k(\mathbf{S}_{1/n}) \right].$$

et puisque pour tout  $k \geq m \geq n$ ,  $\mu_k(\mathbf{S}_{1/n}) \geq \mu_k(\mathbf{S}_{1/k})$ , alors

$$\begin{aligned} \lim_{m \rightarrow \infty} \left[ \sup_{k \geq m} \mu_k(\mathbf{S}_{1/n}) \right] &= \lim_{\substack{m \rightarrow \infty \\ m \geq n}} \left[ \sup_{k \geq m} \mu_k(\mathbf{S}_{1/n}) \right] \\ &\geq \lim_{\substack{m \rightarrow \infty \\ m \geq n}} \left[ \sup_{k \geq m} \mu_k(\mathbf{S}_{1/k}) \right] \\ &\geq \varepsilon \end{aligned}$$

ainsi

$$\mu(\mathbf{S}_{1/n}) \geq \varepsilon.$$

Comme de plus  $(\mathbf{S}_{1/n})_n$  converge en décroissant vers  $\mathbf{S}_o$ , on a

$$a := \mu(\mathbf{S}_o) = \lim_n \mu(\mathbf{S}_{1/n}) \geq \varepsilon > 0.$$

Posons alors

$$v_1(\cdot) = \frac{1}{a}\mu(\cdot \cap \mathbf{S}_o) \text{ et } v_2(\cdot) = \frac{1}{1-a}\mu(\cdot \cap \mathbf{S}'),$$

avec la convention  $v_2 = 0$  si  $a = 1$ .  $\mathbf{S} = \mathbf{S}_o \cup \mathbf{S}'$ ,  $\mathbf{S}_o$  et  $\mathbf{S}'$  étant invariants,  $v_1$  et  $v_2$  sont deux probabilités invariantes (et mutuellement singulières) portées *resp.* par  $\mathbf{S}_o$  et  $\mathbf{S}'$ .

D'une part  $\lambda_*(v_2) = 0$ . En effet lorsque  $a < 1$ , cette égalité découle du point (iii) de la proposition 1.1, puisque dans ce cas  $v_2(\mathbf{S}') = 1$ . Et le résultat est trivial lorsque  $a = 1$ . Et d'autre part, l'hypothèse (i) du théorème 1.3 conduit à  $\lambda_*(v_1) > 0$  et comme de plus  $\mu = av_1 + (1-a)v_2$ , il vient que

$$\lambda_*(\mu) > 0.$$

► En utilisant de nouveau le point (iii) de la proposition 1.1, il vient que pour tout  $n \geq 1$  et tout  $i = 1, \dots, \mathbf{d}$ ,  $\lambda_i(\mu_n) = 0$ , puisque par hypothèse  $\mu_n(\mathbf{S}') = 1$ , pour tout  $n \geq 1$ . Comme de plus  $\mu_n \xrightarrow{fbt} \mu$  et que pour tout  $i = 1, \dots, \mathbf{d}$ ,  $\lambda_i \in \mathcal{C}_b(\mathbf{S})$ , il est immédiat que  $\lambda_i(\mu) = 0$  et donc

$$\lambda_*(\mu) = 0,$$

d'où la contradiction. □

**Lemme 1.7.** *Pour tout  $x \in \mathbf{S}'$ , tout point limite  $\mu^x$  (pour la topologie faible) de la suite (aléatoire) des mesures empiriques d'occupation  $(\pi_n^x)_n$  est une mesure invariante telle que  $\mu^x(\mathbf{S}') = 1$ ,  $\mathbb{P}^x$ -p.s. . ◇*

Dans ce lemme, la topologie faible peut aisément être remplacée par la topologie faible\*  $\sigma(\mathcal{C}_b(\mathbf{S})^*, \mathcal{C}_b(\mathbf{S}))$ , puisque l'espace  $\mathbf{S}$  est compact (voir remarque 0.6).

**PREUVE du lemme 1.7 :**

$\mathbf{M}_1(\mathbf{S})$  étant compact, la suite des mesures d'occupation admet des points limites. Soit  $\mu^x$  un point limite de la suite des mesures empiriques  $(\pi_n^x)$ , et supposons sans nuire à la généralité que  $\pi_n^x \xrightarrow{fbt} \mu^x$ . Soit  $h : \mathbf{S} \rightarrow \mathbf{R}$  une fonction continue (bornée)

et posons

$$g(y, \xi) = h(y * f(y, \xi)) \text{ et } \bar{g}(y) = \int_E g(y, \xi) m(d\xi).$$

Comme  $X_{k+1} = X_k * f(X_k, \xi_{k+1})$ , alors  $h(X_{k+1}) = g(X_k, \xi_{k+1})$ . Ainsi,

$$\begin{aligned} \mu^x(h) - \mu^x P(h) &= \int_{\mathbf{S}} h(y) \mu^x(dy) - \int_{\mathbf{S}} Ph(y) \mu^x(dy) \\ &= \lim_{n \rightarrow \infty} \left[ \int_{\mathbf{S}} h(y) \pi_n^x(dy) - \int_{\mathbf{S}} Ph(y) \pi_n^x(dy) \right] \\ &= \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} \left[ h(X_k^x) - \int_E h(X_k^x * f(X_k^x, \xi)) m(d\xi) \right] \\ &= \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \left[ h(x) - \bar{g}(X_{n-1}) + \sum_{k=0}^{n-2} g(X_k^x, \xi_{k+1}) - \bar{g}(X_k) \right] \\ &= 0. \end{aligned}$$

La dernière limite découle du point (i) du lemme 1.2 et du fait que les fonctions  $h$  et  $\bar{g}$  sont bornées. Donc  $\mu^x$  est une probabilité invariante pour la chaîne  $X$  (de probabilité de transition  $P$ ).

Prouvons à présent que  $\mu^x(\mathbf{S}^t) = 1$ , les notations sont celles de la preuve de la proposition 1.1. Pour tout  $x \in \mathbf{S}^t$ ,

$$\limsup_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} (\log X_n^{x,i} - \log x_i) \leq 0, \mathbb{P}^x\text{-p.s. .}$$

Sinon, il existerait un état initial  $x \in \mathbf{S}^t$ , tel que

$$\mathbb{P}^x \left( \left\{ \omega : \limsup_n \frac{1}{n} \log \left( \frac{X_n^{x,i}(\omega)}{x_i} \right) > 0 \right\} \right) > 0.$$

Pour de telles (trajectoires)  $\omega$ ,  $\exists \delta > 0, j = 1, \dots$  tel que  $X_{n_j}^{x,i}(\omega) > x_i e^{n_j \delta}$ , et ainsi

$$\lim_{j \rightarrow \infty} X_{n_j}^{x,i}(\omega) = \infty,$$

ce qui est impossible.

En appliquant le lemme 1.2 à  $g(y, \xi) = \log(f_i(y, \xi))$ , nous obtenons pour tout  $i =$

$1, \dots, \mathbf{d}$  et pour tout  $x \in \mathbf{S}'$ ,

$$\lambda_i(\mu^x) = \int_{\mathbf{S}} \mu^x(dy) \lambda_i(y) = \int_{\mathbf{S}} \mu^x(dy) \bar{g}(y) = \int_{\mathbf{S}} \mu^x(dy) \hat{g}(y)$$

et comme

$$\hat{g}(y) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} g(X_k^y, \boldsymbol{\xi}_{k+1}) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{\log(X_n^{y,i}) - \log(y_i)}{n} \leq 0$$

il vient que

$$\lambda_*(\mu^x) \leq 0, \mathbb{P}^x\text{-p.s.} \quad (1.3)$$

$\mathbf{S}'$ ,  $\mathbf{S}_o$ ,  $\mathbf{S}$  étant invariants et  $x \in \mathbf{S}'$ , il existe  $a \in ]0, 1]$ , tel que  $\mu^x = (1-a)v_1 + av_2$ , où  $v_1$  et  $v_2$  sont deux probabilités invariantes *resp.* portées par  $\mathbf{S}_o$  et  $\mathbf{S}'$ . Par la proposition 1.1,  $\lambda_*(v_2) = 0$ . Ainsi  $(1-a)\lambda_*(v_1) \leq 0$ , ce qui implique que  $a = 1$ , puisque par hypothèse  $\lambda_*(v_1) > 0$ . □

Le théorème de persistance 1.3 implique que la fraction de temps que l'ensemble de la population dans l'état initial  $x \in \mathbf{S}'$ , passe dans le  $\eta$ -bord  $\mathbf{S}_\eta$ , tend vers 0 quand  $\eta$  tend vers 0. Cependant, ce théorème ne garantit pas l'existence d'une unique probabilité stationnaire. Pour aboutir à ce résultat, beaucoup plus fort, il faut s'assurer qu'il y ait suffisamment de *bruit* dans le système pour garantir que deux états quelconques de  $\mathbf{S}'$  soient *joignables*. Plus précisément

**Définition 1.8.** (*irréductibilité*) *La chaîne  $X$  est dite irréductible sur un mesurable  $B \in \mathcal{S}$  s'il existe une probabilité non-triviale  $\nu$  sur  $B$  telle que pour tout  $x \in B$ , et tout borélien  $A$  de  $B$  vérifiant  $\nu(A) > 0$ , il existe un entier  $n \geq 1$  (dépendant de  $x$  et  $A$ ) tel que*

$$P^n(x, A) = \mathbb{P}^x(X_n^x \in A) > 0.$$

◇

Le lemme ci-dessous permet d'établir les résultats de persistance des théorèmes 1.10 et 1.13.

**Lemme 1.9.** *Supposons que soit vérifiée l'une des conditions équivalentes de persistance du théorème 1.3. Alors, il existe  $\eta > 0$  tel que :*

(i) pour toute probabilité invariante  $\mu$  vérifiant  $\mu(\mathbf{S}_\eta) = 1$ , on a  $\lambda_*(\mu) \geq \eta$  et

(ii)  $\mathbb{P}^x(\{\exists n \geq 0 \mid X_n^x \notin \mathbf{S}_\eta\}) = 1, \quad \forall x \in \mathbf{S}'.$  ◇

**PREUVE du lemme 1.9 :**

(i) Supposons le contraire, autrement dit pour tout  $n \geq 1$ , il existe une probabilité invariante  $\mu_n$  telle que  $\mu_n(\mathbf{S}_{1/n})=1$  et  $\lambda_*(\mu_n) \leq 1/n$ . Soit  $\mu$  un point limite de la suite  $(\mu_n)_{n \geq 1}$ . D'une part par continuité des  $\lambda_i$ , pour  $i = 1, \dots, \mathbf{d}$ , on a

$$\lambda_*(\mu) \leq 0.$$

D'autre part pour tout  $n \geq 1$ ,  $\mu(\mathbf{S}_{1/n}) \geq \overline{\lim}_m \mu_m(\mathbf{S}_{1/n}) \geq 1$ , et comme de plus  $(\mathbf{S}_{1/n})_n$  tend en décroissant vers  $\mathbf{S}_o$ , alors

$$\mu(\mathbf{S}_o) = 1.$$

Et ceci contredit les hypothèses du théorème 1.3.

(ii) Soit  $\mathcal{A}$  l'événement

$$\mathcal{A} := \{\omega \mid \forall n \geq 0, X_n^x(\omega) \in \mathbf{S}_\eta\}.$$

Pour tout  $\omega \in \mathcal{A}$ ,  $\pi_n^x(\omega, \mathbf{S}_\eta) = 1$ . De ce fait, toute probabilité (aléatoire) invariante  $\mu^x$ , point limite de la suite aléatoire  $(\pi_n^x)_n$  vérifie  $\mu^x(\mathbf{S}_\eta) = 1$ , sur  $\mathcal{A}$ . Plus précisément :

$$\mathbb{P}^x(\{\omega \in \Omega \mid \mu^x(\omega, \mathbf{S}_\eta) = 1\}) = \mathbb{P}^x(\mathcal{A}).$$

De ce fait, le point (i) précédent entraîne que  $\lambda_*(\mu^x) \geq \eta$  sur  $\mathcal{A}$ . Ceci contredit l'inégalité (1.3). Donc  $\mathbb{P}^x(\mathcal{A}) = 0$ . □

**Théorème 1.10** (unicité).

Supposons que  $X$  soit irréductible sur  $\mathbf{S}_\eta$ , pour tout  $\eta > 0$ , et que soit vérifiée l'une des hypothèses équivalentes du théorème 1.3. Alors il existe une unique probabilité invariante  $\pi$  pour la chaîne  $X$  telle que  $\pi(\mathbf{S}_o) = 0$ . De plus, pour tout état initial  $x \in \mathbf{S}'$ , la suite des mesures d'occupation  $(\pi_n^x)$  converge  $\mathbb{P}^x$ -presque sûrement vers  $\pi$ , lorsque  $n$  tend vers  $\infty$ .

**PREUVE du théorème 1.10 :**

Le lemme 1.7 assure l'existence d'au moins une probabilité invariante.

Prouvons que  $X$  est  $\varphi$ -irréductible sur  $\mathbf{S}'$ .

Soit  $\tilde{\eta}$  comme dans le lemme 1.9 précédent, et soit  $\tilde{\nu}$  la probabilité sur  $\mathbf{S} \setminus \mathbf{S}_{\tilde{\eta}}$  donnée par l'hypothèse d'irréductibilité. Soit  $A$  un borélien de  $\mathbf{S}'$  tel que  $\tilde{\nu}(A) > 0$ . Posons  $\tilde{A} = A \cap \mathbf{S} \setminus \mathbf{S}_{\tilde{\eta}}$ , alors  $\tilde{\nu}(\tilde{A}) = \tilde{\nu}(A) > 0$  puisque  $\tilde{\nu}$  est portée par  $\mathbf{S} \setminus \mathbf{S}_{\tilde{\eta}}$ .

Soit  $x \in \mathbf{S}'$  fixé. D'une part, si  $x \in \mathbf{S} \setminus \mathbf{S}_{\tilde{\eta}}$ , il est immédiat qu'il existe un entier  $n \geq 1$  tel que  $P^n(x, A) \geq P^n(x, \tilde{A}) > 0$  car  $X$  est  $\tilde{\nu}$ -irréductible sur  $\mathbf{S} \setminus \mathbf{S}_{\tilde{\eta}}$ . Et d'autre part, si  $x \in \mathbf{S}_{\tilde{\eta}}$ ,

$$\begin{aligned} \mathbb{P}^x (\exists N > 0 : X_N \in A) &\geq \mathbb{P}^x (\exists N > 0 : X_N \in \tilde{A}) \\ &\geq \int_{\mathbf{S} \setminus \mathbf{S}_{\tilde{\eta}}} \mathbb{P}^y (\exists k > 0 : X_k^y \in \tilde{A}) P^n(x, dy) > 0. \end{aligned}$$

En effet, pour tout  $y \in \mathbf{S} \setminus \mathbf{S}_{\tilde{\eta}}$ ,

$$\mathbb{P}^y (\exists k > 0 : X_k^y \in \tilde{A}) = \mathbb{P}^y (\cup_{k>0} \{X_k^y \in \tilde{A}\}) > 0$$

puisque  $X$  est  $\tilde{\nu}$ -irréductible sur  $\mathbf{S} \setminus \mathbf{S}_{\tilde{\eta}}$ . De plus, le point (ii) du lemme 1.9 garantit que partant de  $x$ , la chaîne de Markov  $X$  rentre  $\mathbb{P}^x$ -presque sûrement dans  $\mathbf{S} \setminus \mathbf{S}_{\tilde{\eta}}$ . Donc il existe un entier  $N > 0$  ( $N \geq n$ ) tel que  $P^N(x, A) > 0$ .

L'unicité découle alors de la proposition suivante

Proposition 1.11 (Hernández-Lerma et Lasserre (2003 ; Prop. 4.2.2)). *Soit  $X$  une chaîne de Markov à valeurs dans un espace mesurable séparable  $(\mathbf{E}, \mathcal{E})$ , de probabilité de transition  $P$ . Supposons que  $P$  admet une probabilité invariante  $\pi$ . Alors,*

si  $X$  est  $\varphi$ -irréductible,  $\pi$  est l'unique probabilité invariante pour la chaîne  $X$ . Et à fortiori  $\pi$  est ergodique. ◇

Le théorème 1.10 assure que la distribution asymptotique des mesures empiriques est donnée par la probabilité invariante  $\pi$ . Ainsi, le nombre moyen d'excursions dans tout borélien  $A$  de  $\mathbf{S}^t$ , tend vers  $\pi(A)$ .

Pour caractériser la loi de  $X_n$ , il faut disposer d'une condition plus forte que l'irréductibilité. Cette condition doit garantir qu'après un certains temps, indépendant de l'état initial fixé dans  $\mathbf{S}^t$ , la chaîne peut se rapprocher aussi près que possible de tout autre état de  $\mathbf{S}^t$ . Plus précisément :

**Définition 1.12** (Accessibilité).  $\mathbf{S}^t$  est accessible s'il existe une fonction continue  $\rho : \mathbf{S}^t \times \mathbf{S}^t \rightarrow (0, \infty)$  telle que pour tout borélien  $B \subset \mathbf{S}^t$  et tout état initial  $x \in \mathbf{S}^t$ ,

$$\mathbb{P}^x(\{X_1^x \in B\}) \geq \int_B \rho(x, y) dy.$$

◇

**Théorème 1.13** (Convergence en loi).

Supposons que  $\mathbf{S}^t$  soit accessible et que soit vérifiée l'une des hypothèses équivalentes du théorème 1.3. Alors il existe une unique probabilité invariante  $\pi$  portée par  $\mathbf{S}^t$ . De plus :

- (i) pour tout état initial  $X_0 = x \in \mathbf{S}^t$ , la loi de  $X_n^x$  converge vers  $\pi$  lorsque  $n$  tend vers l'infini ; plus précisément

$$\forall x \in \mathbf{S}^t, \lim_{n \rightarrow \infty} \|\mathbb{P}^x(\{X_n^x \in \cdot\}) - \pi(\cdot)\|_{vt} = 0,$$

- (ii) pour tout état initial  $X_0 = x \in \mathbf{S}^t$ , la suite des mesures d'occupation  $(\pi_n^x)_n$  converge vers  $\pi$ ,  $\mathbb{P}^x$ -p.s. .

**PREUVE du théorème 1.13 :**

L'existence, l'unicité de la probabilité invariante et le point (ii) sont acquises par

le théorème 1.10, puisque l'hypothèse d'accessibilité est plus forte que celle d'irréductibilité. La démonstration du point (i) se déduit de la proposition suivante, qui est un cas particulier du théorème d'Orey, *v.p.e.* Duflo (1997 ; Thm. 8.3.18).

**Proposition 1.14.** *Soit  $(X_n)_{n \geq 0}$  une chaîne de Markov à valeurs dans un espace mesurable  $(\mathbf{E}, \mathcal{E})$ . Supposons qu'il existe un mesurable  $R$  de  $\mathcal{E}$ , tel que :*

(i) *tout état initial  $x$  de  $E$  conduise presque sûrement dans  $R$  :*

$$\mathbb{P}^x(\{\exists n \geq 0 : X_n \in R\}) = 1, \quad \forall x \in E,$$

(ii) *pour un réel  $h \in (0, 1)$ , et pour une probabilité  $\chi$  portée par  $R$ , on a*

$$\inf_{x \in R} P(x, \cdot) \geq h\chi.$$

Alors pour tout couple de probabilités  $\mu$  et  $\nu$  sur  $(\mathbf{E}, \mathcal{E})$

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \|\mu P^n - \nu P^n\|_{\nu'} = 0.$$

◇

Vérifions les hypothèses de la proposition 1.14 . Posons  $R = \mathbf{S} \setminus \mathbf{S}_\eta$ , où le seuil  $\eta$  strictement positif est défini par le lemme 1.9. L'hypothèse (i) de la proposition 1.14 n'est rien d'autre que le point (ii) du lemme 1.9. Et l'hypothèse (ii) est une conséquence de l'hypothèse d'accessibilité de  $\mathbf{S}'$ .

En effet

$$\rho^* := \inf_{x, y \in R} \rho(x, y) > 0,$$

sinon il existerait  $x^*, y^* \in \bar{R}$  avec  $\rho(x^*, y^*) = 0$ , impossible car  $\bar{R} \not\subseteq \mathbf{S}'$ . Ainsi, pour tout borélien  $B$  de  $\mathbf{S}'$ ,

$$\inf_{x \in R} P(x, B) \geq \rho^* \lambda(B),$$

où  $\lambda(B) = \int \mathbb{1}_B(y) dy$  désigne la mesure de Lebesgue de  $B$ . Et en particulier,  $1 \geq \rho^* \lambda(R)$ . Il suffit alors de poser

$$h = \rho^* \lambda(R) \text{ et } \chi = \frac{\lambda}{\lambda(R)}.$$

Soit  $\pi$  l'unique probabilité invariante et soit  $x \in \mathbf{S}'$ . En appliquant la proposition 1.14 avec  $\mu = \pi$  et  $\nu = \delta_x$ , et en remarquant que

$$\mathbb{P}^\pi(X_n \in \cdot) = \pi(\cdot) \text{ et } \mathbb{P}^x(X_n \in \cdot) = P^n(x, \cdot),$$

il vient que  $P^n(x, \cdot) \xrightarrow{v} \pi$ . ■

#### 1.4 Persistance robuste

La quasi totalité des modèles sont des approximations de la réalité. Il est donc important que les conditions qui assurent la persistance (conditions équivalentes (i) et (ii) du théorème 1.3), soient robustes à de légères *perturbations* du modèle initial. Le cas échéant, et malgré le fait que le modèle initial soit persistant, nos conclusions ne sauraient s'appliquer directement à la dite réalité. Par conséquent, le modèle de travail (**M**), si réaliste soit-il, doit demeurer robuste aux éventuelles perturbations dans le système dynamique.

Soit  $\tilde{f}$  une fonction d'utilité,  $\tilde{f}(x, \xi) = (\tilde{f}_1(x, \xi), \dots, \tilde{f}_d(x, \xi))^t$ . Le modèle

$$X_{n+1} = X_n * \tilde{f}(X_n, \xi_{n+1}) \tag{1.4}$$

est appelé  $\delta$ -perturbation de (**M**) si  $\tilde{f}$  vérifie les hypothèses **H3** et **H4** et si

$$\sup_{x \in \mathbf{S}} \mathbb{E} [\|f(x, \xi_1) - \tilde{f}(x, \xi_1)\|] = \sup_{x \in \mathbf{S}} \int_E \|f(x, \xi) - \tilde{f}(x, \xi)\| m(d\xi) \leq \delta.$$

**Proposition 1.15** (Robuste persistance).

Supposons que la dynamique (**M**) satisfait la condition de persistance (i) du théorème 1.3 et qu'il existe des constantes réelles  $0 < a \leq b < \infty$  telles que  $a \leq f_i(x, \xi) \leq b$ , pour tout  $i = 1, \dots, d$ ,  $x \in \mathbf{S}$ ,  $\xi \in E$ . Alors il existe un réel  $\delta > 0$  tel que toute  $\delta$ -perturbation de (**M**) satisfait également la condition de persistance.

**PREUVE de la proposition 1.15 :**

Supposons le contraire. Il existe alors une suite de fonctions d'utilité  $(f^{(n)})_{n \geq 0}$  satisfaisant les hypothèses **H3-H4** telles que

$$\limsup_{n \rightarrow \infty} \mathbb{E} \left[ \left\| f(x, \xi) - f^{(n)}(x, \xi) \right\| \right] = 0 \quad (1.5)$$

et

$$\lambda_*(\mu_n) = \max_{1 \leq i \leq d} \int_{\mathbf{S}} \int_E \mu_n(dx) \mathbf{m}(d\xi) \log \left( f_i^{(n)}(x, \xi) \right) \leq 0,$$

où  $\mu_n$  est une probabilité invariante portée par  $\mathbf{S}_o$ , pour l'opérateur  $\mathcal{P}_n$  associée à la chaîne de Markov définie par l'équation

$$X_{k+1} = X_k * f^{(n)}(X_k, \xi_{k+1}).$$

L'espace  $\mathbf{S}$  étant compact, de la suite  $(\mu_n)_n$  on peut extraire une sous-suite convergente. Supposons sans nuire à la généralité que  $\mu_n \xrightarrow{fbt} \mu$  (portée par  $\mathbf{S}_o$ ) et posons

$$F_i^{(n)}(x) = \mathbb{E} \left[ \log \left( f_i^{(n)}(x, \xi) \right) \right],$$

$$F_i(x) = \mathbb{E} [\log(f_i(x, \xi))].$$

L'inégalité triangulaire s'écrit

$$\left| \int F_i^{(n)} d\mu_j - \int F_i d\mu \right| \leq \left| \int (F_i^{(n)} - F_i) d\mu_j \right| + \left| \int F_i d\mu_j - \int F_i d\mu \right|.$$

Soit  $\varepsilon > 0$  fixé. La limite (1.5) assure que la suite de fonctions  $(F_i^{(n)})_n$  converge uniformément vers la fonction  $F_i$ , et  $\mu_j$  étant une probabilité, il alors existe un rang  $N$  tel que

$$\forall n > N, \quad \left| \int (F_i^{(n)} - F_i) d\mu_j \right| < \varepsilon/2.$$

L'hypothèse  $a \leq f_i(x, \xi) \leq b < \infty$  et le théorème de continuité sous le signe intégral assurent que  $F_i \in \mathcal{C}_b(\mathbf{S})$ , et comme de plus  $\mu_j \xrightarrow{fbt} \mu$ , il existe un rang  $K$  tel que

$$\forall j > K, \quad \left| \int F_i d\mu_j - \int F_i d\mu \right| < \varepsilon/2.$$

Ainsi,

$$\forall j, n > \max(K, N), \quad \left| \int F_i^{(n)} d\mu_j - \int F_i d\mu \right| < \varepsilon.$$

Et en particulier,

$$\forall n > \max(N, K), \quad \left| \int F_i^{(n)} d\mu_n - \int F_i d\mu \right| < \varepsilon,$$

c'est-à-dire

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \iint \mu_n(dx) \mathbf{m}(d\xi) \log(f_i^{(n)}(x, \xi)) = \iint \mu_n(dx) \mathbf{m}(d\xi) \log(f_i(x, \xi)).$$

Donc

$$\lambda^*(\mu) \leq 0.$$

À présent, prouvons que  $\mu$  est une probabilité invariante pour  $\mathcal{P}$ , ce qui établira la contradiction. Soit  $h : \mathbf{S} \rightarrow \mathbf{R}$  une fonction continue ( $h \in \mathcal{C}_b(\mathbf{S})$ , car  $\mathbf{S}$  compact) et soit  $\varepsilon > 0$  fixé. Par l'uniforme continuité de  $h$ , il existe un réel  $\kappa > 0$  tel que  $x, u, v \in \mathbf{S}$ ,

$$\|u - v\| \leq \kappa \implies |h(x * u) - h(x * v)| \leq \varepsilon.$$

Ainsi ,

$$\begin{aligned} |\mathcal{P}_n h(x) - \mathcal{P} h(x)| &= \left| \mathbb{E} \left[ h(x * f^{(n)}(x, \xi_1)) - h(x * f(x, \xi_1)) \right] \right| \\ &\leq \mathbb{E} \left[ \left| h(x * f^{(n)}(x, \xi_1)) - h(x * f(x, \xi_1)) \right| \right] \\ &\leq 2 \|h\|_\infty \mathbb{P} \left( \left\| f^{(n)}(x, \xi_1) - f(x, \xi_1) \right\| \geq \kappa \right) + \varepsilon \\ &\leq 2 \|h\|_\infty \frac{\mathbb{E} \left[ \left\| f^{(n)}(x, \xi_1) - f(x, \xi_1) \right\| \right]}{\kappa} + \varepsilon; \end{aligned}$$

où la deuxième inégalité s'obtient en conditionnant par les événements

$$\|f^{(n)}(x, \xi_1) - f(x, \xi_1)\| \geq \kappa \text{ et } \|f^{(n)}(x, \xi_1) - f(x, \xi_1)\| \leq \kappa.$$

L'égalité (1.5) indique que la suite de fonctions  $(\mathcal{P}_n h)_n$  converge uniformément

vers  $\mathcal{P}h$ , donc

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \int \mu_n(dx) \mathcal{P}_n h(x) = \int \mu(dx) \mathcal{P}h(x).$$

En effet

$$\begin{aligned} \left| \int \mu_n(dx) \mathcal{P}_n h(x) - \int \mu(dx) \mathcal{P}h(x) \right| &\leq \left| \mu_n(\mathcal{P}_n h - \mathcal{P}h) \right| + \left| (\mu_n - \mu) \mathcal{P}h \right| \\ &\leq \|\mathcal{P}_n h - \mathcal{P}h\|_\infty + \left| (\mu_n - \mu) \mathcal{P}h \right| \\ &\xrightarrow[n \rightarrow \infty]{} 0. \end{aligned}$$

$\mu_n$  étant invariant par  $\mathcal{P}_n$ , il vient que  $\mu_n(\mathcal{P}_n h) = (\mu_n \mathcal{P}_n)h = \mu_n h$ , comme de plus  $\mu_n \xrightarrow{fbt} \mu$ ,

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \int \mu_n(dx) \mathcal{P}_n h(x) = \lim_{n \rightarrow \infty} \int \mu_n(dx) h(x) = \int \mu(dx) h(x).$$

Nous obtenons alors

$$\int \mu(dx) \mathcal{P}h(x) = \int \mu(dx) h(x),$$

ce qui prouve que  $\mu$  est une probabilité invariante pour  $\mathcal{P}$ . ■

## CHAPITRE 2

### PROCESSUS DE DIFFUSION ET PERSISTANCE

#### 2.1 Le modèle de diffusion

**L**E modèle d'*e.d.s.* est une généralisation de la dynamique stochastique du répliqueur initiée par Fudenberg et Harris (1992). À l'origine de cette dynamique se trouve la version en temps continu de la célèbre dynamique déterministe du répliqueur de Taylor et Jonker (1978). Ce modèle est construit en considérant des dérivées et des vecteurs de diffusion de type *Kolmogorov* ci-dessous définis.

Sans nuire à la généralité et par souci de simplification, posons

$$\mathbf{S} = \Delta = \left\{ x = (x_1, \dots, x_d)^t \in \mathbf{R}_+^d \mid \sum_{i=1}^d x_i = 1 \right\}.$$

Toutefois, l'ensemble des résultats demeurent valables plus généralement dans une région compacte  $\mathbf{S}$  qui est invariant par la dynamique stochastique.

Soit l'*e.d.s.*

$$dX_t = X_t * (f(X_t)dt + \vartheta(X_t) \cdot d\mathcal{W}_t). \quad (\mathbf{E})$$

On rappelle que le symbole “ $*$ ” désigne le produit d'Hadamard *c.-à-d.* le produit composante par composante. Supposons vérifiées les hypothèses suivantes :

**H5** :  $\mathcal{W}_t = (\mathcal{W}_t^1, \dots, \mathcal{W}_t^m)^t$  est un mouvement brownien (standard)  $m$ -dimensionnel défini sur l'espace probabilisé  $(\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P})$ ,

**H6** :  $f : \Delta \rightarrow \mathbf{R}^d$  et  $\vartheta : \Delta \rightarrow \mathbf{R}^{d \times m}$  sont des fonctions lipschitziennes telles que le vecteur de dérive  $b(x) = x * f(x)$ , et les colonnes  $a^j(x), j = 1, \dots, m$  de la matrice de diffusion  $a(x) = x * \vartheta(x)$  sont des fonctions de type Kolmogorov, *c.-à-d.* qu'elles appartiennent à l'espace tangent de  $\Delta$  :

$$\mathbf{T}\Delta := \left\{ u \in \mathbf{R}^d \mid \sum_{i=1}^d u_i = 0 \right\}.$$

Les notations sont celles du paragraphe 0.3.2.3 du chapitre . En particulier,  $\{\mathcal{F}_t\}$  est la filtration donnée par la relation (20),  $P(t, \cdot, \cdot)$  est la fonction de transition pour le processus de Markov  $X$  solution de **(E)** et  $(\mathcal{P}_t)_{t \geq 0}$  est le semi-groupe associé.

L'*e.d.s.* **(E)** s'écrit composante par composante sous la forme équivalente suivante :

$$\begin{aligned} dX_t^i &= X_t^i \left( f_i(X_t) dt + \vartheta_i(X_t) \cdot d\mathcal{W}_t \right) \\ &= X_t^i \left( f_i(X_t) dt + \sum_{j=1}^m \vartheta_i^j(X_t) d\mathcal{W}_t^j \right), \quad i = 1, \dots, \mathbf{d}. \end{aligned}$$

La solution (forte)  $X := (X_t)_{t \geq 0}$  de **(E)** est un processus de Markov (par rapport à  $\{\mathcal{F}_t\}$ ) homogène à trajectoires continues. Pour toute fonction  $\phi : \Delta \rightarrow \mathbf{R}$  de classe  $\mathcal{C}^2$ , la formule d'Itô s'écrit :

$$d\phi(X_t) = \mathcal{L}\phi(X_t)dt + \mathcal{A}\phi(X_t) \cdot d\mathcal{W}_t.$$

Le générateur infinitésimal  $\mathcal{L}$  est donné par :

$$\begin{aligned} \mathcal{L}\phi(x) &= \langle \nabla\phi(x), x * f(x) \rangle + \frac{1}{2} \text{Trace}(\text{Hes}\phi(x) \cdot \gamma(x)) \\ &= \sum_{i=1}^{\mathbf{d}} \frac{\partial\phi}{\partial x_i}(x) x_i f_i(x) + \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^{\mathbf{d}} \frac{\partial^2\phi}{\partial x_i \partial x_j}(x) x_i x_j \Gamma_i^j(x), \end{aligned}$$

avec

$$\gamma(x) = a(x) \cdot a(x)^{\mathbf{t}} = (x * \vartheta(x)) \cdot (x * \vartheta(x))^{\mathbf{t}},$$

et

$$\Gamma_i^j(x) := (\vartheta(x) \cdot \vartheta(x)^{\mathbf{t}})_i^j = \sum_{k=1}^{\mathbf{d}} \vartheta_i^k(x) \vartheta_j^k(x).$$

L'opérateur de diffusion  $\mathcal{A}$  associe à  $\phi$  le champ vectoriel  $\mathcal{A}\phi : \mathbf{S} \rightarrow \mathbf{R}^m$  défini par :

$$\mathcal{A}\phi(x) = (\nabla\phi(x), a(x)) = \sum_{i=1}^{\mathbf{d}} \frac{\partial\phi}{\partial x_i}(x) x_i \vartheta_i(x).$$

Pour toute distribution initiale  $\nu$ , le processus de Itô  $M$  défini par

$$M_t := \phi(X_t) - \phi(X_0) - \int_0^t \mathcal{L}\phi(X_s) ds$$

est une  $\{\mathcal{F}_t\}$ -martingale, sous la probabilité  $\mathbb{P}^\nu$ , telle que  $M_0 = 0$ . En effet, comme  $\phi$  et  $\mathcal{L}\phi$  sont bornées,  $M_t$  est intégrable pour chaque  $t$ . De plus,  $M_s$  est  $\mathcal{F}_s$ -mesurable par définition et

$$\begin{aligned} \mathbb{E}^\nu [M_t - M_s | \mathcal{F}_s] &= \mathbb{E}^\nu \left[ \phi(X_t) - \phi(X_s) - \int_s^t \mathcal{L}\phi(X_r) dr | \mathcal{F}_s \right] \\ &= \mathbb{E}^\nu [M_{t-s} \circ \theta_s | \mathcal{F}_s] \\ &= \mathbb{E}^{X_s} [M_{t-s}]. \end{aligned}$$

La dernière égalité est la propriété (19) de Markov. Mais pour tout  $y$ , la définition (17) de  $\mathcal{P}_t$  et le théorème de Fubini entraînent que

$$\begin{aligned} \mathbb{E}^y \left[ \phi(X_{t-s}) - \phi(X_0) - \int_0^{t-s} \mathcal{L}\phi(X_r) dr \right] \\ = \mathcal{P}_{t-s}\phi(y) - \phi(y) - \int_0^{t-s} \mathcal{P}_r \mathcal{L}\phi(y) dr, \end{aligned}$$

et le dernier membre est nul d'après la proposition 0.17. De plus,

$$dM_t = d\phi(X_t) - \mathcal{L}\phi(X_t)dt = \mathcal{A}\phi(X_t) \cdot d\mathcal{W}_t = \sum_{j=1}^m \mathcal{A}\phi(X_t)_j d\mathcal{W}_t^j.$$

Enfin, la variation quadratique  $\langle M \rangle_t$  de  $M$ , donnée par la formule<sup>1</sup>

$$d\langle M \rangle_t = \sum_{j=1}^m (\mathcal{A}\phi(X_t)_j)^2 dt = \sum_{j=1}^m \left( \sum_{i=1}^{\mathbf{d}} \frac{\partial \phi}{\partial x_i}(X_t) X_t^i \vartheta_i^j(x) \right)^2 dt,$$

est bornée.

---

1. Un calcul simple montre que cette formule, issue du calcul de Itô, fournit la variation quadratique telle que définie au paragraphe 0.2.2..

## 2.2 Persistance

En appliquant les résultats précédents à la fonction  $\phi(x) = \log(x_k)$ , il vient que :

$$\mathcal{L}\phi(x) = f_k(x) - \frac{1}{2}\Gamma_k^k(x) \text{ et } \mathcal{A}\phi(x) = \vartheta_k(x).$$

Ainsi le processus

$$M_t^{(k)} = \log(X_t^k) - \log(x_k) - \int_0^t \mathcal{L}\phi(X_s) ds$$

est une martingale vérifiant  $M_0^{(k)} = 0$  et

$$dM_t^{(k)} = \vartheta_k(X_t) \cdot d\mathcal{W}_t = \sum_{j=1}^m \vartheta_k^j(X_t) d\mathcal{W}_t^j. \quad (2.1)$$

En remarquant que  $\mathbb{E} [M_t^{(k)}] = \mathbb{E} [M_0^{(k)}] = 0$ , il est immédiat que

$$\mathbb{E}^x \left[ \log(X_t^k) - \log(x_k) \right] = \mathbb{E}^x \left[ \int_0^t \left( f_k(X_s) - \frac{1}{2}\Gamma_k^k(X_s) \right) ds \right].$$

Et par analogie au modèle aux différences stochastiques, nous posons pour tout  $x \in \Delta$ , pour toute mesure invariante  $\mu$  pour le processus  $X$ , et pour tout  $k = 1, \dots, \mathbf{d}$ ,

$$\lambda_k(x) = f_k(x) - \frac{1}{2}\Gamma_k^k(x), \quad (2.2)$$

$$\lambda_k(\mu) = \int_{\Delta} \lambda_k(x) \mu(dx) \quad (2.3)$$

et

$$\lambda_* = \max_{1 \leq i \leq \mathbf{d}} \lambda_i(\mu). \quad (2.4)$$

Lorsque  $\lambda_k(x) > 0$  (resp.  $\lambda_k(x) < 0$ ), la  $k$ ème espèce a tendance à croître (resp. décroître), quand la population est dans l'état initial  $x$ .

Les mesures empiriques d'occupation de  $X$  sont les mesures définies pour tout  $t \geq 0$

par

$$\pi_t = \frac{1}{t} \int_0^t \delta_{X_s} ds.$$

Pour tout borélien  $A$  de  $\Delta$ ,  $\pi_t(A)$  représente la fraction de temps que le processus  $X$  passe dans  $A$ , jusqu'à la date  $t$ .

L'analogue du théorème de persistance 1.3 s'énonce

**Théorème 2.1.**

Supposons que soit vérifiée l'une des conditions équivalentes (i) ou (ii) de persistance du théorème 1.3, où  $\lambda_i(x)$  et  $\lambda_*$  sont données par les formules (2.2), (2.3) et (2.4). Alors la conclusion du théorème 1.3 reste valable pour les mesures d'occupation  $\pi_t$  du processus  $X = \{X_t\}_{t \geq 0}$  solution de l'*e.d.s.* (E). Plus précisément : pour tout état initial  $x \in \Delta^l := \Delta \setminus \Delta_o$ , et tout  $\varepsilon > 0$ , il existe  $\eta > 0$  tel que

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \pi_t^x(\mathbf{S}_\eta) \leq \varepsilon \quad \mathbb{P}^x\text{-p.s. .}$$

**PREUVE du théorème 2.1 :**

La démonstration est similaire à celle du théorème 1.3. L'équivalence (i)  $\iff$  (ii) est donnée par le lemme 1.4. Le lemme 1.6 reste encore valable, *c.-à-d.* pour tout  $\varepsilon > 0$ , il existe  $\eta > 0$  tel que pour toute probabilité invariante  $\mu$  vérifiant  $\mu(\Delta^l) = 1$ ,  $\mu(\Delta_\eta) \leq \varepsilon$ . Il ne reste alors plus qu'à prouver que pour tout  $x \in \Delta^l$ , les points limites de la famille des mesures empiriques  $\{\pi_t^x; t \leq 0\}$  sont des mesures invariantes portées par  $\Delta^l$ . Ce résultat sera établi en deux étapes par les lemmes 2.3 et 2.4.

Au préalable, énonçons la loi des grands nombres pour les martingales de carré intégrable, cette loi découle de Lépingle (1978 ; Prop. 1. ; Thm. 1.).

**Lemme 2.2.** *Si  $M$  est une martingale de carré intégrable,*

1. *sur  $\{\langle M \rangle_t < \infty\}$ ,  $M_t$  converge presque sûrement vers une limite finie lorsque  $t$  tend vers l'infini ;*

2. si  $f$  est une application croissante de  $[0, +\infty[$  dans  $]0, +\infty[$  telle que

$$\int_0^\infty \frac{dt}{(f(t))^2} < \infty,$$

alors sur l'ensemble  $\{\langle M \rangle_t = \infty\}$ , presque sûrement

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{M_t}{f(\langle M \rangle_t)} = 0.$$

◇

**Lemme 2.3.** Soit  $x \in \Delta^l$ . Toute probabilité invariante  $\mu$  pour la chaîne  $X^x$  est portée par  $\Delta^l$  (c.-à-d.  $\mu(\Delta^l) = 1$ ). ◇

**PREUVE du lemme 2.3 :**

D'après l'égalité (2.1),

$$d\langle M^{(k)} \rangle_t = \sum_{j=1}^m \left( \vartheta_k^j(X_t) \right)^2 dt,$$

et comme de plus  $\vartheta$  est lipschitzienne, il existe une constante positive  $C$  tel que

$$|\langle M^{(k)} \rangle_t| \leq Ct.$$

Ainsi, par le lemme 2.2,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{M_t^{(k)}}{t} = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\log(X_t^k) - \log(x_k) - \int_0^t \lambda_k(X_s) ds}{t} = 0. \quad (2.5)$$

En effet, le résultat est immédiat sur  $\{\langle M^{(k)} \rangle_t < \infty\}$ . Et sur  $\{\langle M^{(k)} \rangle_t = \infty\}$ , il suffit de poser  $f(t) = 1 + t$  et de remarquer que presque sûrement

$$\left| \frac{M_t^{(k)}}{t} \right| \leq C \left| \frac{M_t^{(k)}}{\langle M^{(k)} \rangle_t} \right| = C \left| \frac{1 + \langle M^{(k)} \rangle_t}{\langle M^{(k)} \rangle_t} \right| \left| \frac{M_t^{(k)}}{1 + \langle M^{(k)} \rangle_t} \right| \xrightarrow{t \rightarrow \infty} 0.$$

Or,

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{\log(X_t^k) - \log(x_k)}{t} \leq 0,$$

il s'en suit alors que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t \lambda_k(X_s^x) ds \leq 0.$$

Le théorème ergodique 0.21 appliquée à la fonction intégrable  $\lambda_k$  donne

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t \lambda_k(X_s^x) ds = \int \lambda_k(y) \mu(dy) = \lambda_k(\mu).$$

Donc,

$$\lambda_k(\mu) \leq 0,$$

et ceci pour tout  $k = 1, \dots, \mathbf{d}$ , c.-à-d.  $\lambda_*(\mu) \leq 0$ . Donc par l'hypothèse (i) du théorème 2.1,  $\mu(\Delta^t) = 1$ .  $\square$

**Lemme 2.4.** *Les points limites de la famille  $\{\pi_t\}$  sont des mesures invariantes.*  $\diamond$

**PREUVE du lemme 2.4. :**

Pour toute suite  $(t_n)_n$  de temps qui tend vers  $\infty$ , posons

$$\pi_n = \frac{1}{n} \int_0^{t_n} \delta_{X_s} ds.$$

L'espace  $\mathbf{M}_1(\Delta)$  étant compact, il existe une sous-suite de  $(\pi_n)$  qui soit convergente.

Sans nuire à la généralité, supposons que  $\pi_n \xrightarrow{fbi} \mu \in \mathbf{M}_1(\Delta)$ .

Le processus

$$M_n := \phi(X_{t_n}) - \phi(X_0) - \int_0^{t_n} \mathcal{L}\phi(X_s) ds, \quad n \geq 0$$

est une martingale pour toute fonction  $\phi$  de classe  $\mathcal{C}^2$ . Par le lemme 2.2

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{M_n}{n} = \lim_{n \rightarrow \infty} \int_0^{t_n} \mathcal{L}\phi(X_s) ds = 0,$$

et donc

$$\int \mathcal{L}\phi d\mu = \mu(\mathcal{L}\phi) = \lim_{n \rightarrow \infty} \pi_n(\mathcal{L}\phi) = \lim_{n \rightarrow \infty} \int_0^{t_n} \mathcal{L}\phi(X_s) ds = 0.$$

La version suivante de Ethier and Kurtz (1986 ; Prop. 4.9.2) assure que  $\mu$  est invariante.

**Proposition 2.5.** *Soit  $X$  une diffusion de transition  $\{\mathcal{P}_t\}$  et de générateur  $\mathcal{L}$ . Sont équivalentes :*

- (i)  $\mu$  est invariante,
- (ii) pour tout fonction  $f$  de  $\mathcal{C}_b(\mathbf{S})$ ,  $\int \mathcal{P}_t f d\mu = \int f d\mu$ ,
- (iii) pour toute fonction  $f$  de classe  $\mathcal{C}^2$ ,  $\int \mathcal{L} f d\mu = 0$ . ◇

□  
■

Pour garantir l'existence d'une unique probabilité invariante, et la convergence des distributions du processus vers cette loi, il est nécessaire de disposer d'une condition d'irréductibilité appropriée. Cette condition exige que, localement dans  $\Delta$ , le bruit ( $\mathcal{W}$ ), emmène le processus dans toutes les directions (le processus se diffuse dans toutes les directions de  $T\Delta$ ). L'*e.d.s.* (E) est dit *non-dégénérée* si pour tout  $x \in \Delta^l$ , les colonnes  $a^j(x)$ ,  $j = 1, \dots, m$  engendrent  $T\Delta$ . Puisque  $T\Delta$  est de dimension  $d - 1$ , cette condition assure l'existence d'au moins  $\mathbf{d} - 1$  directions ( $m \geq \mathbf{d} - 1$ ) indépendantes de diffusion.

**Théorème 2.6.**

Supposons que l'*e.d.s.* (E) soit non-dégénérée et que soient vérifiées les hypothèses du théorème 2.1 précédent. Alors il existe une unique probabilité invariante  $\pi$  portée par  $\Delta^l$ . De plus :

- (i) pour tout état initial  $X_0 = x \in \Delta^l$ , la loi de  $X_t^x$  converge en variation totale vers  $\pi$  lorsque  $t$  tend vers l'infini ; plus précisément

$$\forall x \in \Delta^l, \lim_{t \rightarrow \infty} \|\mathbb{P}^x(\{X_t^x \in \cdot\}) - \pi(\cdot)\|_{vt} = 0,$$

- (ii) pour tout état initial  $X_0 = x \in \Delta^l$ , les mesures d'occupation  $\{\pi_t^x\}$  converge vers  $\pi$ ,  $\mathbb{P}^x$ -p.s. .

**PREUVE du théorème 2.6 :**

L'hypothèse de non-dégénérescence assure que la matrice de diffusion  $\gamma$  est localement uniformément elliptique dans  $\Delta^t$ , *c.-à-d.*, pour tout  $x \in \Delta^t$ , il existe une constante  $C_x > 0$ , tel que pour tout  $z$  dans une boule  $B_x(r) := \{z : \|z\| \leq r\} \subset \Delta^t$ , et pour tout  $y \in T\Delta$  de norme 1, on a :

$$\sum_{i,j=1}^d y_i \gamma_i^j(z) y_j \geq C_x.$$

En effet

$$\sum_{i,j=1}^d y_i \gamma_i^j(z) y_j = \sum_{i,j=1}^d y_i (a(z) \cdot a^t(z))_i^j(z) y_j = \|a^t(z)y\| \geq 0.$$

De plus la fonction  $(z, y) \mapsto \|a^t(z)y\|$  définie sur le compact

$$B_x(R) \times \{y \in T\Delta : \|y\| = 1\}$$

est continue (et linéaire en  $y$ ), elle  $y$  atteint sa borne inférieure  $C_x \geq 0$ . Mais

$$a^t(z)y = 0 \iff y \in \ker(a^t(z)) = \text{Im}(a(z))^\perp = T\Delta^\perp$$

<sup>2</sup> par l'hypothèse de non-dégénérescence Ainsi,  $y \in T\Delta^\perp \cap T\Delta = \{0\}$ , impossible puisque  $\|y\| = 1$ . Donc  $C_x > 0$ .

Par Durrett (1996 ; Thm.7.3.8), pour chaque  $t > 0$ , il existe une fonction positive et continue  $p_t$  tel que pour toute fonction  $h \in \mathcal{C}_b(\Delta)$ ,

$$\mathcal{P}_t(h) = \mathbb{E} [h(X_t^x)] = \int h(y) p_t(x, y) dy.$$

$P(t, x, dy)$  est alors de densité  $p_t(x, y)$  par rapport à la mesure de Lebesgue :  $P(t, x, dy) = p_t(x, y) dy$ . Le théorème 1.13 s'applique donc, pour tout  $t > 0$ , à la chaîne de Markov  $(X_{t+n})_{n \geq 0}$ , de probabilité de transition  $P(t, \cdot, \cdot)$ . Ainsi, pour tout  $t > 0$ , il existe une unique probabilité invariante  $\mu_t$  par  $\mathcal{P}_t$ ,  $\mu_t$  est également invariante par  $\mathcal{P}_{kt} := \mathcal{P}_t^k$ , pour tout  $k \in \mathbf{N}$ . De ce fait, la probabilité invariante par  $\mathcal{P}_{k/2^n}$  est également invariante

---

2. Si  $A$  est un sous-espace vectoriel d'un espace vectoriel  $E$ ,  $A^\perp = \{y \in E \mid x \cdot y = 0, \forall x \in A\}$ .

riante par  $\mathcal{P}_k$  et  $\mathcal{P}_{1/2^n}$  puisque

$$\mathcal{P}_k = (\mathcal{P}_{k/2^n})^{2^n} \text{ et } (\mathcal{P}_{1/2^n})^k = \mathcal{P}_{k/2^n}.$$

$\mu_{k/2^n}$  est donc indépendante de  $n$  et  $k$ . L'ensemble  $\{k/2^n; n, k \in \mathbf{N}\}$  des nombres dyadiques rationnels étant dense dans  $\mathbf{R}_+$ ,  $\mu_t = \pi$  est indépendante de  $t$ .

(i) Soit  $h$  une fonction continue (bornée) sur  $\Delta$  tel que  $\|h\| \leq 1$  et soit  $s$  un réel de  $[0; 1)$ . Pour tout  $n \in \mathbf{N}$  et  $x \in \Delta^t$ ,

$$\begin{aligned} \|P(n+s, x, \cdot)h - \pi h\| &= \|\mathcal{P}_{n+s}h(x) - \pi h\| \\ &= \|\mathcal{P}_n(\mathcal{P}_s h(x)) - \pi(\mathcal{P}_s h)\| \\ &\leq \|P(n, x, \cdot) - \pi(\cdot)\|_{vt} \|\mathcal{P}_s h\| \\ &\leq \|P(n, x, \cdot) - \pi(\cdot)\|_{vt}. \end{aligned}$$

Ainsi

$$\sup_h |P(n+s, x, \cdot)h - \pi h| \leq \|P(n, x, \cdot) - \pi\|_{vt}.$$

La dernière quantité tend vers 0 quand  $n$  tend vers l'infini par le théorème 1.13.

Donc

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \|P(t, x, \cdot) - \pi\|_{vt} = 0.$$

(ii) découle de l'unicité de  $\pi$  et du théorème 2.1. ■

### 2.3 Persistance robuste

L'e.d.s.

$$dX_t = X_t * (\tilde{f}(X_t)dt + \tilde{\vartheta}(X_t) \cdot d\mathcal{W}_t), \quad (2.6)$$

est appelée  $\delta$ -perturbation (stochastique) de  $(\mathbf{E})$  si les fonctions  $\tilde{f}$  et  $\tilde{\vartheta}$  sont telles que le vecteur de dérive  $\tilde{b}(x) := x * \tilde{f}(x)$  et les colonnes  $\tilde{a}^j(x), j = 1, \dots, m$  de la matrice de diffusion  $\tilde{a}(x) := x * \tilde{\vartheta}(x)$  vérifient l'hypothèse **H6** et s'il existe  $\delta > 0$

tel que pour tout  $x \in \Delta$ ,

$$\sup_{x \in \Delta} \|f(x) - \tilde{f}(x)\| + \|\vartheta(x) - \tilde{\vartheta}(x)\| \leq \delta. \quad (2.7)$$

**Théorème 2.7.**

Supposons que  $(\mathbf{E})$  satisfait la condition (i) de persistance du théorème 1.3. Alors il existe  $\delta > 0$  tel que toute  $\delta$ -perturbation stochastique de  $(\mathbf{E})$  vérifie l'hypothèse (i) du théorème 1.3.

**PREUVE du théorème 2.7 :**

Si l'*e.d.s.* (2.6) est une  $\delta$ -perturbation stochastique de  $(\mathbf{E})$  dont la solution  $\tilde{X}$  part de l'état initial  $\tilde{X}_0 = X_0 = x$ , alors

$$\begin{aligned} X_t - \tilde{X}_t &= \int_0^t (X_s * f(X_s) - \tilde{X}_s * f(\tilde{X}_s)) ds + \int_0^t (\tilde{X}_s * f(\tilde{X}_s) - \tilde{X}_s * \tilde{f}(\tilde{X}_s)) ds \\ &\quad + \int_0^t (X_s * \vartheta(X_s) - \tilde{X}_s * \vartheta(\tilde{X}_s)) d\mathcal{W}_s + \int_0^t (\tilde{X}_s * \vartheta(\tilde{X}_s) - \tilde{X}_s * \tilde{\vartheta}(\tilde{X}_s)) d\mathcal{W}_s. \end{aligned}$$

comme

$$\begin{aligned} &\left\| \int_0^t (X_s * f(X_s) - \tilde{X}_s * f(\tilde{X}_s)) ds \right\|^2 \\ &\leq t \int_0^t \|X_s * f(X_s) - \tilde{X}_s * f(\tilde{X}_s)\|^2 ds \quad [\text{inégalité de Cauchy-Schwarz}] \\ &\leq tK^2 \int_0^t \|X_s - \tilde{X}_s\|^2 ds \quad [x * f(x) \text{ est } K\text{-Lipschitz}] \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} &\left\| \int_0^t (\tilde{X}_s * f(\tilde{X}_s) - \tilde{X}_s * \tilde{f}(\tilde{X}_s)) ds \right\|^2 \\ &\leq t \int_0^t \|\tilde{X}_s * f(\tilde{X}_s) - \tilde{X}_s * \tilde{f}(\tilde{X}_s)\|^2 ds \quad [\text{inégalité de Cauchy-Schwarz}] \\ &\leq t \int_0^t \|f(\tilde{X}_s) - \tilde{f}(\tilde{X}_s)\|^2 ds \quad [\|x\| \leq 1] \\ &\leq \delta^2 t^2 \quad [\text{inégalité (2.7)}] \end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned}
 & \mathbb{E} \left[ \left\| \int_0^t (X_s * \vartheta(X_s) - \tilde{X}_s * \vartheta(\tilde{X}_s)) d\mathcal{W}_s \right\|^2 \right] \\
 &= \int_0^t \mathbb{E} \left[ \|X_s * \vartheta(X_s) - \tilde{X}_s * \vartheta(\tilde{X}_s)\|^2 \right] ds \quad [\text{isométrie de It\^o}] \\
 &\leq K^2 \int_0^t \|X_s - \tilde{X}_s\|^2 ds \quad [x * \vartheta(x) \text{ est } K\text{-Lipschitz}]
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 & \mathbb{E} \left[ \left\| \int_0^t (\tilde{X}_s * \vartheta(\tilde{X}_s) - \tilde{X}_s * \tilde{\vartheta}(\tilde{X}_s)) d\mathcal{W}_s \right\|^2 \right] \\
 &= \int_0^t \mathbb{E} \left[ \|\tilde{X}_s * \vartheta(\tilde{X}_s) - \tilde{X}_s * \tilde{\vartheta}(\tilde{X}_s)\|^2 \right] ds \quad [\text{isométrie de It\^o}] \\
 &\leq \int_0^t \mathbb{E} \left[ \|\vartheta(\tilde{X}_s) - \tilde{\vartheta}(\tilde{X}_s)\|^2 \right] ds \quad [\|x\| \leq 1] \\
 &\leq \delta^2 t \quad [\text{inégalité (2.7)}]
 \end{aligned}$$

Il vient que :

$$v(t) \leq 4tK^2 \int_0^t v(s)ds + 4\delta^2 t^2 + 4K^2 \int_0^t v(s)ds + 4\delta^2 t.$$

Ainsi pour tout  $t \leq T$ ,

$$v(t) \leq A \int_0^t v(s)ds + B\delta^2$$

où  $A = 4K^2(T + 1)$  et  $B = 4T(T + 1)$ .

Par le lemme de Gronwall (*v.p.e.* appendice 1. de Revuz and Yor (1998)),

$$v(t) \leq e^{At} B\delta^2, \quad \forall t, 0 \leq t \leq T.$$

Par l'absurde, supposons que **(E)** satisfait la condition de persistance, et qu'il existe deux suites de fonctions  $(f^{(n)})_{n \geq 1}$  et  $(\vartheta^{(n)})_{n \geq 1}$ , à valeurs dans  $\mathbf{R}^d$ , tel que

$$\sup_{x \in \Delta} \|f(x) - f^{(n)}(x)\| + \|\vartheta(x) - \vartheta^{(n)}(x)\| \leq \frac{1}{n}, \quad (2.8)$$

et

$$\lambda_*(\mu_n) = \max_{1 \leq k \leq \mathbf{d}} \lambda_k^{(n)}(\mu_n) \leq 0.$$

Dans cette égalité,

$$\lambda_k^{(n)}(x) := f_k^{(n)}(x) - \frac{1}{2} \left( \vartheta^{(n)}(x) \vartheta^{(n)}(x)^\mathbf{t} \right)_k,$$

et  $\mu_n$  est une probabilité invariante portée par  $\Delta^t$ , pour le semi-groupe de transition  $\left( T_t^{(n)} \right)_{t \geq 0}$ , associée au processus de Markov  $\left( X_t^{(n)} \right)_{t \geq 0}$ , solution de l'*e.d.s.*

$$dX_t^{(n)} = X_t^{(n)} * \left[ f^{(n)} \left( X_t^{(n)} \right) dt + \vartheta^{(n)} \left( X_t^{(n)} \right) \cdot d\mathcal{W}_t \right].$$

Tout comme dans la démonstration de la proposition 1.15, il sera établi d'une part que tout point limite  $\mu$  de la suite de probabilité  $(\mu_n)_{n \geq 1}$  vérifie  $\lambda_*(\mu) \leq 0$ . D'autre part, grâce à la proposition 2.5 que  $\mu$  est une probabilité invariante pour le semi-groupe de transition  $(T_t)_{t \geq 0}$  de  $X$ , tel que  $\mu(\Delta^t) = 1$ .

Sans nuire à la généralité, supposons que  $\mu_n \xrightarrow{fbi} \mu$ . Par (2.8), la suite de fonctions  $\left( \lambda_k^{(n)} \right)_n$  converge uniformément vers la fonction  $\lambda_k = f_k - \frac{1}{2} \Gamma_k^k$ , pour tout  $1 \leq k \leq \mathbf{d}$ . Ainsi

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \int \mu_n(dx) \lambda_k^{(n)}(x) = \int \mu(dx) \lambda_k(x),$$

et donc

$$\lambda_*(\mu) \leq 0.$$

Soient  $x \in \Delta^t$ ,  $t \in [0, T]$ ,  $\varepsilon > 0$  fixés et soit  $h : \Delta \rightarrow \mathbf{R}$ , une fonction continue (bornée). La fonction  $h$  étant uniformément continue, il existe un réel  $\kappa > 0$  tel que pour tout  $x, y \in \Delta$ ,

$$\|x - y\|^2 \leq \kappa \implies \|h(x) - h(y)\|^2 \leq \varepsilon.$$

Ainsi,

$$\begin{aligned}
 \left\| T_t^{(n)} h - T_t h \right\|^2 &= \left\| \mathbb{E}^x \left[ h \left( X_t^{(n)} \right) - h \left( X_t \right) \right] \right\|^2 \\
 &\leq \mathbb{E}^x \left[ \left\| h \left( X_t^{(n)} \right) - h \left( X_t \right) \right\|^2 \right] \\
 &\leq 2 \|h\|_\infty^2 \mathbb{P}^x \left( \left\| X_t^{(n)} - X_t \right\|^2 \geq \kappa \right) + \varepsilon \\
 &\leq 2 \|h\|_\infty^2 \frac{\mathbb{E}^x \left[ \left\| X_t^{(n)} - X_t \right\|^2 \right]}{\kappa^2} + \varepsilon \\
 &\leq 2 \|h\|_\infty^2 \frac{B e^{At}}{n^2 \kappa^2} + \varepsilon.
 \end{aligned}$$

Il est alors équivalent de dire que pour tout  $t \leq 0$ , la suite  $\left( \mathcal{P}_t^{(n)} h \right)_n$  converge uniformément vers  $\mathcal{P}_t h$ , ainsi

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \int \mathcal{P}_t^{(n)} h \, d\mu_n = \int \mathcal{P}_t h \, d\mu.$$

De plus  $\mu_n$  étant invariant pour  $\mathcal{P}_t^{(n)}$ ,  $\mu_n \left( \mathcal{P}_t^{(n)} h \right) = \mu_n(h)$ , ainsi

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \int \mathcal{P}_t^{(n)} h \, d\mu_n = \lim_{n \rightarrow \infty} \int h \, d\mu_n = \int h \, d\mu.$$

Donc, pour tout  $t \geq 0$ ,

$$\int \mathcal{P}_t h \, d\mu = \int h \, d\mu.$$

Cette dernière égalité prouve que  $\mu$  est une probabilité invariante pour le processus  $X$ . ■

## CHAPITRE 3

### APPLICATIONS

#### 3.1 Modèle d'allocation aléatoire d'espace et effet de stockage

##### 3.1.1 Généralités

LE modèle de compétition pour l'occupation d'espace est un cas simple de système de loterie qui requiert que l'espace disponible soit réparti de façon aléatoire entre les nouvelles recrues des espèces en compétition. Cette modélisation est utilisée par Sale (1977 ; 1978) dans le cadre des communautés de poisson de récif corallien dans lesquelles les adultes des espèces observées sont territoriaux et dont les juvéniles sont très dispersés. Le terme juvénile désigne de façon générique les larves et tout individu n'ayant pas atteint la majorité reproductive. De plus, le nombre de juvéniles à la recherche d'un territoire dans une certaine localité n'est pas lié au nombre d'individus déjà présents dans la dite localité. Le système comprend de multiples habitats, composés chacun d'un certain nombre de sites (unité territoriale) occupés par les adultes d'une espèce. Un individu occupe le même site durant toute sa vie et un adulte ne peut survivre à l'âge de la maturité reproductive sans territoire. L'attribution des places libres suit la règle *premier arrivé, premier servi*. De plus l'espace est limité : il y a toujours plus de larves qui cherchent à s'établir que de sites disponibles.

Soit  $X_n = (X_n^i, \dots, X_n^d)^t$  à valeurs dans  $\Delta$ , le vecteur représentant la distribution des proportions des sites occupés par les adultes de chaque espèce au temps  $n \in \mathbf{N}$ . Dans la pratique, et sans que cela ne modifie notre précédente approche,  $X_n$  est le vecteur des densités à la génération  $n$ , et  $X_{n+1}$  est le vecteur correspondant à la génération suivante. L'évolution dans le temps de l'état (stochastique) de l'environnement sera décrite par les vecteurs aléatoires *i.i.d.*  $\xi_n, n = 1, \dots$ , indépendants de  $X_0$ , définis sur un espace probabilisé  $(\Omega, \mathcal{F})$ , à valeurs dans un espace mesurable  $\mathbf{E}$ . Notons

- (i)  $b_i(X_n, \xi_{n+1})$  le taux de reproduction par individu de l'espèce  $i$ , durant l'intervalle de temps  $(n, n + 1]$ . Ce taux est supposé strictement positif, ce qui garantit qu'aucune espèce ne décline complètement en temps fini. La plupart

des modèles de population sont formulés avec cette dernière hypothèse. Dans de tels modèles, l'extinction d'une espèce intervient lorsque  $\lim_{n \rightarrow \infty} X_n^i = 0$  ;

- (ii)  $m_i$  la proportion d'adultes de l'espèces  $i$  qui meurent durant une unité de temps,  $m_i > 0$ .

Lorsqu'un adulte meure, le site vacant est attribué à un juvénile choisi au hasard. Durant l'intervalle de temps  $(n, n + 1]$ , la proportion  $m_i X_n^i$  de sites est libérée par les adultes (morts) de l'espèce  $i$  et la proportion totale de sites libres pour les nouvelles recrues est

$$\sum_{j=1}^{\mathbf{d}} m_j X_n^j.$$

La nouvelle génération (d'adultes) de l'espèce  $i$  s'empare alors de la proportion

$$\frac{b_i(X_n, \xi_{n+1}) X_n^i}{\sum_{j=1}^{\mathbf{d}} b_j(X_n, \xi_{n+1}) X_n^j}$$

de cet espace libre. La terminologie de système de loterie se justifie par l'expression précédente qui caractérise l'attribution aléatoire de l'espace libre, proportionnellement au *poids* des nouvelles recrues d'une espèce donnée.

Sous ces hypothèses, et pour  $i = 1, \dots, \mathbf{d}$ , la dynamique de compétition pour l'occupation des sites est régie par l'équation

$$X_{n+1}^i = \underbrace{(1 - m_i) X_n^i}_{\text{sites restants}} + \underbrace{\left[ \sum_{j=1}^{\mathbf{d}} m_j X_n^j \right]}_{\text{sites libres}} \underbrace{\frac{b_i(X_n, \xi_{n+1}) X_n^i}{\sum_{j=1}^{\mathbf{d}} b_j(X_n, \xi_{n+1}) X_n^j}}_{\text{loterie}}. \quad (\text{A1})$$

L'ensemble  $\Delta'$  sera accessible, au sens de la définition 1.12, si en particulier pour  $y$  appartenant à  $\Delta'$  fixé, le vecteur aléatoire  $X_1^y$  admet une densité strictement positive par rapport à la mesure de Lebesgue (sur  $\Delta'$ ). Le paragraphe qui suit prouve que cette condition est vérifiée lorsque  $b_i(y, \xi_1) = \xi_1^i$  et  $\xi_1^1, \dots, \xi_1^{\mathbf{d}}$  sont conjointement continues, de densité  $f_\xi : (0, \infty)^{\mathbf{d}} \rightarrow (0, \infty)$  par rapport à la mesure de Lebesgue.

Pour  $n = 1$ , l'équation (A1) s'écrit sous la forme

$$X_1^{y,i} = \alpha_i + \beta_i \frac{y_i \xi_1^i}{U}$$

où

$$\alpha_i = (1 - m_i)y_i, \quad \beta_i = y_i \sum_{j=1}^{\mathbf{d}} m_j y_j \quad \text{et} \quad U = \sum_{j=1}^{\mathbf{d}} y_j \xi_1^j.$$

L'application  $\psi : (\xi_1, \dots, \xi_{\mathbf{d}}) \mapsto (x_1, \dots, x_{\mathbf{d}-1}, u)$  définie par les formules

$$x_i = \alpha_i + \beta_i \frac{y_i \xi_i}{u}, \quad i = 1, \dots, \mathbf{d} - 1 \quad \text{et} \quad u = \sum_{j=1}^{\mathbf{d}} y_j \xi_j$$

est un difféomorphisme de  $(0, \infty)^{\mathbf{d}}$  dans  $\Delta'_{\mathbf{d}-1} \times (0, \infty)$ , où

$$\Delta'_{\mathbf{d}-1} = \left\{ (x_1, \dots, x_{\mathbf{d}-1})^t \in \mathbf{R}^{\mathbf{d}-1} \mid x_j > 0 \text{ et } \sum_{j=1}^{\mathbf{d}-1} x_j < 1 \right\}$$

est l'intérieur du simplexe unité de dimension  $\mathbf{d} - 2$ . L'application inverse  $\psi^{-1}$  est définie par les relations

$$\xi_i = \frac{u}{\beta_i} (x_i - \alpha_i) \quad i = 1, \dots, \mathbf{d} - 1 \quad \text{et} \quad \xi_{\mathbf{d}} = \frac{u}{y_{\mathbf{d}}} \left[ 1 - \sum_{j=1}^{\mathbf{d}-1} \frac{y_j}{\beta_j} (x_j - \alpha_j) \right]$$

Le jacobien  $\text{Jac} \psi^{-1}$  de  $\psi^{-1}$  est par définition le déterminant de la matrice

$$\left( \frac{\partial \psi_i}{\partial \xi_j} \right) = \begin{pmatrix} \frac{u}{\beta_1} & 0 & 0 & \dots & \frac{x_1 - \alpha_1}{\beta_1} \\ 0 & \frac{u}{\beta_2} & 0 & \dots & \frac{x_2 - \alpha_2}{\beta_2} \\ \vdots & \vdots & \ddots & & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & \frac{u}{\beta_{\mathbf{d}-1}} & \frac{x_{\mathbf{d}-1} - \alpha_{\mathbf{d}-1}}{\beta_{\mathbf{d}-1}} \\ -\frac{u}{y_{\mathbf{d}}} \frac{y_1}{\beta_1} & -\frac{u}{y_{\mathbf{d}}} \frac{y_2}{\beta_2} & \dots & -\frac{u}{y_{\mathbf{d}}} \frac{y_{\mathbf{d}-1}}{\beta_{\mathbf{d}-1}} & \frac{1}{y_{\mathbf{d}}} \left[ 1 - \sum_{j=1}^{\mathbf{d}-1} \frac{y_j}{\beta_j} (x_j - \alpha_j) \right] \end{pmatrix}.$$

Un calcul aisé en développant suivant la première ligne et par récurrence sur  $\mathbf{d}$  permet d'obtenir

$$\text{Jac}\psi^{-1}(x_1, \dots, x_{\mathbf{d}-1}, u) = \frac{u^{\mathbf{d}-1}}{\beta_1 \beta_2 \dots \beta_{\mathbf{d}-1} y_{\mathbf{d}}} \neq 0.$$

Alors par la formule de changement de variable<sup>1</sup>, le vecteur aléatoire

$$Y := (X_1^{y,1}, \dots, X_1^{y,\mathbf{d}-1}, U)$$

est de densité

$$f_Y(x_1, \dots, x_{\mathbf{d}-1}, u) = \left| \frac{u^{\mathbf{d}-1}}{\beta_1 \beta_2 \dots \beta_{\mathbf{d}-1} y_{\mathbf{d}}} \right| f_{\xi} \circ \psi^{-1}(x_1, \dots, x_{\mathbf{d}-1}, u).$$

Par conséquent, la densité marginale de  $Z := (X_1^{y,1}, \dots, X_1^{y,\mathbf{d}-1})$  est donnée par

$$f_Z(x_1, \dots, x_{\mathbf{d}-1}) = \int_0^\infty f_Y(x_1, \dots, x_{\mathbf{d}-1}, u) du.$$

Soit  $\mathbf{q} : (x_1, \dots, x_{\mathbf{d}-1}) \mapsto x = (x_1, \dots, x_{\mathbf{d}-1}, 1 - x_1 - \dots - x_{\mathbf{d}-1})$ , l'application continue et bijective de  $\Delta'_{\mathbf{d}-1}$  dans  $\Delta'$ , dont l'inverse est la projection  $\mathbf{q}^{-1}$  de  $\Delta'$  dans  $\Delta'_{\mathbf{d}-1}$  et soient  $h : \Delta' \rightarrow \mathbf{R}_+$  et  $g : \Delta'_{\mathbf{d}-1} \rightarrow \mathbf{R}_+$  des fonctions mesurables positives quelconques. Notons :

- ▷  $\lambda$  la mesure de Lebesgue sur  $\Delta'_{\mathbf{d}-1} \subset \mathbf{R}^{\mathbf{d}-1}$ ,  $d\lambda = dx_1 \dots dx_{\mathbf{d}-1}$  ;
- ▷  $\lambda^*$  son image par  $\mathbf{q}$  sur  $\Delta'$ , c'est la mesure de Lebesgue sur  $\Delta'$ ,

$$\int_{\Delta'} h d\lambda^* = \int_{E_{\mathbf{d}-1}} h \circ \mathbf{q} d\lambda.$$

Quelquefois nous écrivons  $d\lambda^* = d(x_1, \dots, x_{\mathbf{d}-1}, 1 - x_1 - \dots - x_{\mathbf{d}-1})$  ;

- ▷  $\mu$  la mesure à densité  $f_Z$  par rapport à  $\lambda$  :  $d\mu = f_Z d\lambda$ . C'est la loi du vecteur  $Z = (X_1^{y,1}, \dots, X_1^{y,\mathbf{d}-1})$  ;
- ▷  $\mu^*$  la mesure image de  $\mu$  par l'application  $\mathbf{q}$ , c'est exactement la loi de  $X_1^y$ . Plus précisément  $\int_{\Delta'} h d\mu^* = \int_{E_{\mathbf{d}-1}} h \circ \mathbf{q} d\mu$ , et

---

1. *v.p.e.* Benaïm et El Karoui (2004; Thm. 8.2.10)

$$\begin{aligned}
 \mathbb{E} [h(X_1^y)] &= \int_{\Delta'} h d\mu^* = \int_{E_{\mathbf{d}-1}} h \circ \mathbf{q} d\mu = \int_{E_{\mathbf{d}-1}} f_Z \cdot h \circ \mathbf{q} d\lambda \\
 &= \int_{E_{\mathbf{d}-1}} (f_Z \circ \mathbf{q}^{-1} \cdot h) \circ \mathbf{q} d\lambda = \int_{\Delta'} (f_Z \circ \mathbf{q}^{-1} \cdot h) d\lambda^* \\
 &= \int_{\Delta'} h \cdot f_Z \circ \mathbf{q}^{-1} d\lambda^*.
 \end{aligned}$$

Donc  $d\mu^* = (f_Z \circ \mathbf{q}^{-1}) d\lambda^*$ . En particulier, la loi de  $X_1^y$  est de densité strictement positive et continue par rapport à la mesure de Lebesgue  $\lambda^*$ .

D'après ce qui précède, l'hypothèse d'accessibilité est acquise en choisissant le vecteur aléatoire  $\xi_1$  de densité positive et absolument continue<sup>2</sup> par rapport à la mesure de Lebesgue. En particulier, cette hypothèse est satisfaite lorsque

$$b_i(X_n, \xi_{n+1}) = \xi_{n+1}^i$$

suit une distribution log-normale ou une distribution gamma, tel que  $\xi_1^i, i = 1, \dots, \mathbf{d}$  soient conjointement continues.

### 3.1.2 Modèle de loterie de deux espèces

$\mu$	$\lambda_1(\mu)$	$\lambda_2(\mu)$
$\delta_1$	0	$\mathbb{E} \left[ \log \left( 1 - m_2 + m_1 \frac{b_2(e_1, \xi_1)}{b_1(e_1, \xi_1)} \right) \right]$
$\delta_2$	$\mathbb{E} \left[ \log \left( 1 - m_1 + m_2 \frac{b_1(e_2, \xi_1)}{b_2(e_2, \xi_1)} \right) \right]$	0

Tableau 3.1 – Taux d'invasion dans le modèle de loterie de 2 espèces

Lorsque  $\mathbf{d} = 2$ , les seules mesures ergodiques sur le bord du simplexe

$$\Delta_o = \{e_1 := (1, 0); e_2 := (0, 1)\}$$

2. La mesure  $\mu$  est absolument continue par rapport à la mesure  $\nu$  si  $\nu(B) = 0$  entraîne que  $\mu(B) = 0$ , pour tout mesurable  $B$ .

sont les mesures de Dirac

$$\delta_1 := \delta_{e_1} \text{ et } \delta_2 := \delta_{e_2}.$$

Et en vertu des égalités

$$\lambda_i(\delta_j) = \lambda_i(e_j) = \mathbb{E} \left[ \log \left( 1 - m_i + m_j \frac{b_i(e_j, \xi_1)}{b_j(e_j, \xi_1)} \right) \right], \text{ pour } i, j = 1, 2;$$

les différents taux d'invasion sont donnés par le tableau récapitulatif 3.1. Ainsi, le critère de persistance (ii) du théorème 1.3 est satisfait si

$$\lambda_1 := \mathbb{E} \left[ \log \left( 1 - m_1 + m_2 \frac{b_1(e_2, \xi_1)}{b_2(e_2, \xi_1)} \right) \right] > 0 \quad (3.1a)$$

et

$$\lambda_2 := \mathbb{E} \left[ \log \left( 1 - m_2 + m_1 \frac{b_2(e_1, \xi_1)}{b_1(e_1, \xi_1)} \right) \right] > 0. \quad (3.1b)$$

Un calcul direct permet de réécrire l'équation (A1) sous la forme équivalente

$$X_{n+1}^1 = X_n^1 \left[ 1 + (1 - X_n^1) \frac{b_1(X_n, \xi_{n+1})m_2 - b_2(X_n, \xi_{n+1})m_1}{b_1X_n^1 + b_2X_n^2} \right]. \quad (3.2)$$

Pour mieux appréhender le rôle du numérateur  $b_1m_2 - b_2m_1$ , introduisons la notation

$$\rho := \frac{b_1m_2}{b_2m_1},$$

et remarquons alors que

$$\lambda_1 = \mathbb{E} [\log (1 + m_1(\rho - 1))] \text{ et } \lambda_2 = \mathbb{E} [\log (1 + m_2(\rho^{-1} - 1))].$$

Notre critère de persistance (3.1) recouvre la condition euristique d'invasion mutuelle de Chesson et Warner (1981) dont les résultats sont présentés dans Chesson (1982), mais également ceux de Ellner (1984 ; section 3), sans émettre d'hypothèse de monotonie sur la fonction  $b_i(x, \xi)$ .

Essentiellement, trois scénarios sont à prendre en compte, selon que le système soit

déterministe ou non et que les différentes générations se chevauchent ou non.

► En environnement déterministe, *c.-à-d.* lorsque le taux  $b_i(X_n, \xi_{n+1}) = b_i$  est constant pour  $i = 1, 2$ , l'équation (3.2) s'écrit plus simplement

$$X_{n+1}^1 = X_n^1 \left[ 1 + (1 - X_n^1) \frac{b_1 m_2 - b_2 m_1}{b_1 X_n^1 + b_2 X_n^2} \right].$$

L'évolution de la fréquence  $X^1$  dépend alors du signe du numérateur  $b_1 m_2 - b_2 m_1$ , et à fortiori il en est de même de  $X^2$ , puisque  $X^1 + X^2 = 1$ . La cohabitation des deux espèces est alors directement liée au signe du logarithme  $\log \rho$  : Si  $\log \rho < 0$ ,  $X_n^1 \searrow 0$  et  $X_n^2 \nearrow 1$ . De même si  $\log \rho > 0$ ,  $X_n^1 \nearrow 1$  et  $X_n^2 \searrow 0$ . La coexistence des deux espèces n'ayant lieu que si  $\rho = 1$ . Et cette situation, peu probable, conduit à un équilibre évolutif instable, puisqu'il faut tenir compte dans la réalité des possibles perturbations du système.

► En environnement aléatoire, supposons que les fluctuations soient représentées par des taux de reproduction par individu indépendants des fréquences des espèces, *c.-à-d.*

$$b_i(X_n, \xi_{n+1}) = \xi_{n+1}^i \quad \text{et} \quad \xi_n = (\xi_n^1, \xi_n^2).$$

Pour des générations non imbriquées ( $m_i = 1, i = 1, 2$ ), la condition (3.1) se résume à

$$\mathbb{E} \left[ \log \frac{\xi_1^1}{\xi_1^2} \right] > 0 \quad \text{et} \quad \mathbb{E} \left[ \log \frac{\xi_1^2}{\xi_1^1} \right] > 0.$$

Ces deux inégalités ne peuvent être vérifiées simultanément. Dans ce cas de figure, Chesson (1982 ; Thm 3.5) a prouvé que presque sûrement l'extinction d'une des deux espèces se produit en temps long, plus précisément,

$$\mathbb{P} \left( \lim_{n \rightarrow \infty} X_n^1 = 0 \text{ ou } \lim_{n \rightarrow \infty} X_n^2 = 0 \right) = 1.$$

Ainsi, la coexistence n'a pas lieu lorsque les individus ont une courte durée de vie.

► Par contre, si leur durée de vie est grande *c.-à-d.*  $m_i \approx 0$  pour  $i = 1, 2$ , alors

l'approximation<sup>3</sup>  $\log(1+x) = x + O(x^2)$  conduit à

$$\lambda_1 \approx m_1 \mathbb{E}[\rho - 1] \quad \text{et} \quad \lambda_2 \approx m_2 \mathbb{E}[\rho^{-1} - 1].$$

Ainsi les conditions de persistance (3.1) s'énoncent

$$\mathbb{E} \left[ \frac{m_2 \xi_1^1}{m_1 \xi_1^2} \right] > 1 \quad \text{et} \quad \mathbb{E} \left[ \frac{m_1 \xi_1^2}{m_2 \xi_1^1} \right] > 1. \quad (3.3)$$

Ces deux inégalités sont parfaitement réalisables. Par exemple, il suffit d'imaginer une partition *judicieuse* du temps, en périodes favorables et défavorables pour l'une des espèces, qui conduise à (3.3). Ceci est d'autant possible, puisqu'une période faste pour l'une des espèces présentes correspond à une période défavorable pour l'autre espèce et vis-versa. Tout se passerait donc comme si durant les périodes défavorables, une espèce *stocke* son gain reproductif, et en tire assez profit pendant les (rares) périodes favorables afin de se maintenir raisonnablement en nombre. Cette habilité à stocker pour un usage futur en conjonction avec les fluctuations temporelles de l'environnement suffiraient à conduire à la coexistence. C'est ce phénomène que Chesson et Warner (1981) ont initialement nommé le *storage effect*.

### 3.1.3 Modèle de loterie de type pierre-feuille-ciseaux

Pour les systèmes de loterie de trois ou plus d'espèces, le critère de persistance peut s'avérer plus complexe et plus difficile à expliciter que précédemment car il nécessite la détermination de taux d'invasion pour des mesures ergodiques non triviales. Cependant, une exception a lieu pour la version pierre-feuille-ciseaux (*p.-f.-c.* en abrégé) du modèle de loterie, *c.-à-d.* lorsque l'espèce 1 (pierre) domine l'espèce 2 (ciseaux), l'espèce 2 domine l'espèce 3 (feuille) et l'espèce 3 domine l'espèce 1. Afin de modéliser ces interactions intransitives, nous faisons l'hypothèse que les taux de reproduction par individu sont des fonctions linéaires des fréquences des espèces :

$$b_i(X_n, \xi_{n+1}) = \sum_{j=1}^3 (\xi_{n+1})_i^j X_n^j, \quad i = 1, 2, 3$$

---

3.  $O(\cdot)$  est la notation de Landau grand O.

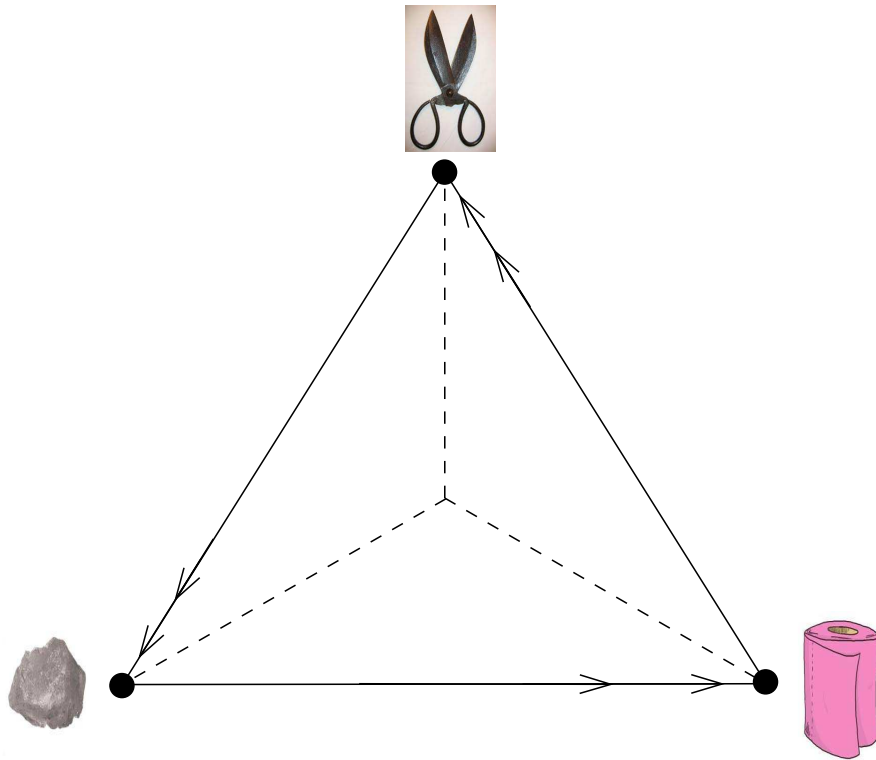


Figure 3.1 – Dynamique *p.f.-c.*

où

$$\xi_n = \begin{pmatrix} \beta_n & \alpha_n & \gamma_n \\ \gamma_n & \beta_n & \alpha_n \\ \alpha_n & \gamma_n & \beta_n \end{pmatrix}$$

avec  $\alpha_n > \beta_n > \gamma_n$  pour tout  $n$ . Pour simplifier, supposons que  $m_i = m$  pour  $i = 1, 2, 3$ .

Pour toute paire de stratégies, disons 1 et 2, la stratégie dominante, ici 1, supprime la stratégie subordonnée 2. En effet, en posant

$$X_0^3 = 0, \quad y_n = X_n^2/X_n^1 \quad \text{et} \quad z_n = \sum_{i=1}^3 b_i(X_n, \xi_{n+1})X_n^i = \sum_{i,j=1}^2 (\xi_{n+1})_i^j X_n^i X_n^j,$$

on a

$$y_{n+1} = \frac{(1-m)z_n + m(\gamma_{n+1}X_n^1 + \beta_{n+1}X_n^2)}{(1-m)z_n + m(\beta_{n+1}X_n^1 + \alpha_{n+1}X_n^2)} y_n < y_n.$$

### CHAPITRE 3. APPLICATIONS

---

La suite  $(y_n)$  converge alors en décroissant vers 0. Ainsi, les seules mesures ergodiques sur le bord  $\Delta_o$  du simplexe sont les mesures de Dirac

$$\delta_1 := \delta_{e_1}, \delta_2 := \delta_{e_2} \text{ et } \delta_3 := \delta_{e_3},$$

resp. aux sommets

$$e_1 = (1, 0, 0), e_2 = (0, 1, 0) \text{ et } e_3 = (0, 0, 1).$$

Comme de plus pour  $i, j = 1, 2, 3$ ,

$$f_i(e_j, \xi) = (1 - m) + m \frac{b_i(e_j, \xi)}{b_j(e_j, \xi)} = (1 - m) + m \frac{\xi_i^j}{\xi_j^j},$$

les taux d'invasion sont alors donnés par le tableau 3.2.

$\mu$	$\lambda_1(\mu)$	$\lambda_2(\mu)$	$\lambda_3(\mu)$
$\delta_1$	0	$\mathbb{E} \left[ \log \left( 1 - m + m \frac{\alpha_n}{\beta_n} \right) \right]$	$\mathbb{E} \left[ \log \left( 1 - m + m \frac{\gamma_n}{\beta_n} \right) \right]$
$\delta_2$	$\mathbb{E} \left[ \log \left( 1 - m + m \frac{\gamma_n}{\beta_n} \right) \right]$	0	$\mathbb{E} \left[ \log \left( 1 - m + m \frac{\alpha_n}{\beta_n} \right) \right]$
$\delta_3$	$\mathbb{E} \left[ \log \left( 1 - m + m \frac{\alpha_n}{\beta_n} \right) \right]$	$\mathbb{E} \left[ \log \left( 1 - m + m \frac{\gamma_n}{\beta_n} \right) \right]$	0

Tableau 3.2 – Taux d'invasion dans le modèle de loterie de type  $p$ - $f$ - $c$ .

La condition de persistance (ii) du théorème 1.3 s'énonce comme suit :

$$\text{il existe } p = (p_1, p_2, p_3) \in \Delta \text{ tel que } \begin{cases} p_2 \lambda_2(\delta_1) + p_3 \lambda_3(\delta_1) > 0 \\ p_1 \lambda_1(\delta_2) + p_3 \lambda_3(\delta_2) > 0 \\ p_1 \lambda_1(\delta_3) + p_2 \lambda_2(\delta_3) > 0 \end{cases}$$

Mais comme  $\lambda_2(\delta_1) = \lambda_3(\delta_2) = \lambda_1(\delta_3)$  et  $\lambda_3(\delta_1) = \lambda_1(\delta_2) = \lambda_2(\delta_3)$ , alors cette condition est satisfaite si et seulement si

$$I(m) := \mathbb{E} \left[ \log \left( 1 - m + m \frac{\alpha_n}{\beta_n} \right) \right] + \mathbb{E} \left[ \log \left( 1 - m + m \frac{\gamma_n}{\beta_n} \right) \right] > 0. \quad (3.4)$$

Nous conjecturons que si l'inégalité contraire est vérifiée, alors il n'y a pas coexistence. Pour appréhender l'effet de stockage dans ces communautés *p.-f.-c.*, examinons comment le signe de  $I(m)$  dépend de  $m$ . Les conditions usuelles de dérivation sous le symbole  $\mathbb{E}$  étant remplies, il vient que :

$$I'(m) = \mathbb{E} \left[ \frac{\frac{\alpha_n}{\beta_n} - 1}{1 + m \left( \frac{\alpha_n}{\beta_n} - 1 \right)} \right] + \mathbb{E} \left[ \frac{\frac{\gamma_n}{\beta_n} - 1}{1 + m \left( \frac{\gamma_n}{\beta_n} - 1 \right)} \right].$$

La détermination du signe de  $I'(m)$  n'est pas aisée puisqu'à priori l'ordre de grandeur de la quantité négative  $m \left( \frac{\gamma_n}{\beta_n} - 1 \right)$  n'est pas connue. Cependant

$$I''(m) = \mathbb{E} \left[ \left( \frac{\frac{\alpha_n}{\beta_n} - 1}{1 + m \left( \frac{\alpha_n}{\beta_n} - 1 \right)} \right)^2 \right] + \mathbb{E} \left[ \left( \frac{\frac{\gamma_n}{\beta_n} - 1}{1 + m \left( \frac{\gamma_n}{\beta_n} - 1 \right)} \right)^2 \right] > 0.$$

Ceci fournit le tableau de variation suivant

$m$	0	1
$I''(m)$		—
$I'(m)$	$I'(0)$	
		↘
$I(m)$	0	$I(1)$

L'expression  $I(m)$  est alors strictement positive sur un intervalle non vide de  $[0, 1]$  si et seulement si

$$I'(0) = \mathbb{E} \left[ \frac{\alpha_n + \gamma_n}{\beta_n} \right] - 2 > 0 \quad (3.5)$$

car sinon  $I'(m) \leq I'(0) \leq 0, \forall m \in [0, 1]$ , ce qui conduirait  $I(m)$  décroissante et donc  $I(m) \leq I(0) = 0$ .

De plus, si

$$I(1) = \mathbb{E} \left[ \log \frac{\alpha_n}{\beta_n} + \log \frac{\gamma_n}{\beta_n} \right] > 0 \quad (3.6)$$

alors toute la communauté persiste pour tout  $m \in (0, 1]$ . Toutefois, si l'inégalité (3.5) est vérifiée et que (3.6) ne l'est pas, alors la persistance n'a lieu que pour  $m \in (0, m^*)$ , avec  $m^* < 1$ . Ainsi, tout comme dans le cas de deux espèces, les com-

munautés compétitives à interactions intransitives sont plus susceptibles de cohabiter si les individus ont une durée de vie plus longue. Cependant, contrairement à l'exemple du modèle de deux espèces, les fluctuations de l'environnement peuvent tout aussi bien annihiler que renforcer la coexistence.

Par exemple si  $m \approx 0$ , la condition de persistance (3.4) devient

$$\mathbb{E} \left[ \frac{\alpha_n - \beta_n}{\beta_n} \right] > \mathbb{E} \left[ \frac{\beta_n - \gamma_n}{\beta_n} \right]. \quad (3.7)$$

Supposons que l'espèce 2 soit l'espèce de référence et notons  $G_n := \alpha_n - \beta_n > 0$  le gain reproductif de l'espèce 1 par rapport à l'espèce 2 et  $C_n := \beta_n - \gamma_n > 0$  le coût reproductif de l'espèce 3 par rapport à l'espèce 2. La condition de persistance précédente s'énonce alors

$$\mathbb{E} \left[ \frac{G_n}{\beta_n} \right] > \mathbb{E} \left[ \frac{C_n}{\beta_n} \right]. \quad (3.8)$$

Les corrélations entre les différentes variables aléatoires  $G_n, C_n$  et  $\beta_n$  déterminent dans quelles conditions le critère de persistance est vérifiée. Une corrélation négative entre le taux reproductif de référence et le gain reproductif (*c.-à-d.* lorsque le gain reproductif devient très grand quand le taux reproductif de référence est petit) rend l'inégalité (3.8) plus susceptible d'être vérifiée, par contre une corrélation négative entre le coût reproductif et le taux de référence rend l'inégalité (3.8) moins susceptible d'être vérifiée. Ainsi, les fluctuations peuvent aussi bien promouvoir que inhiber la persistance.

### 3.2 Dynamique aux différences stochastiques de Lotka-Volterra

Considérons  $\mathbf{d}$  espèces en interaction dont la dynamique en environnement dépourvu de fluctuations est donnée par l'équation aux différences

$$X_{n+1} = X_n \circ \exp(b - AX_n), \quad (3.9)$$

où

- (i) la  $i$ ème composante  $X_n^i$  du vecteur colonne  $X_n \in \mathbf{R}_+^{\mathbf{d}}$  est le nombre d'individus de l'espèce  $i$  dans la population à la  $n$ ème génération,

- (ii) la matrice  $A = (a_i^j), 1 \leq i, j \leq \mathbf{d}$  est une matrice carrée constante à composantes réelles. Elle décrit les interactions *intraspécifiques* ( $i = j$ ) et interspécifiques ( $i \neq j$ ) entre les paires d'individus,
- (iii)  $b = (b_1, \dots, b_{\mathbf{d}})^t$  est le vecteur symbolisant les taux de croissance inhérents à chaque espèce.

En génération continue, la dynamique précédente peut s'écrire sous la forme

$$X_{t+\varepsilon} = X_t \circ \exp[\varepsilon(b - AX_t)].$$

Le taux de croissance

$$\dot{X}_t := \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \frac{X_{t+\varepsilon} - X_t}{\varepsilon}$$

conduit alors au système différentiel de Lotka-Volterra

$$\dot{X}_t = X_t \circ (b - AX_t). \quad (3.10)$$

Ce modèle a été initialement et indépendamment proposés par Lotka (1925) et Volterra (1926) pour la modélisation de population en écologie. Il est classiquement utilisé comme modèle pour la dynamique des systèmes biologiques dans lesquels un prédateur et sa proie sont en interaction, ou en neuropsychiatrie comme modèle *Activation-Synthèse* par Hobson et Kahn (1993).

Les remarques précédentes et le fait que de nombreux résultats établis pour l'équation (3.10), en particulier la propriété dite *averaging property* voir Scudo et Ziegler (1978 ; page 173), restent vérifiées pour l'équation (3.9) ont conduit Hofbauer et al. (1984) à suggérer que (3.9) soit l'analogie naturelle aux équations aux différences de (3.10).

Afin de tenir compte des fluctuations stochastiques de l'environnement, supposons que la proportion d'individus de l'espèce  $i$  survivants aux effets aléatoires de l'environnement au temps  $n$  est  $\xi_n^i \in (0, 1]$ . Alors la dynamique (3.9) devient

$$X_{n+1} = X_n \circ \exp(b - AX_n) \circ \xi_{n+1}. \quad (\mathbf{A2})$$

La caractérisation algébrique du fait que les orbites soient bornées en termes des matrices  $A$  et  $b$  reste un problème ouvert, même en environnement déterministe. Par contre des conditions nécessaires et suffisantes qui assurent que le système différentiel (3.10) soit dissipatif sont bien connues. Hofbauer et al. (1984) donnent des conditions analogues dans le cas du système aux différences (3.9). Par contre, ces conditions sont nécessaires (Hofbauer et al. 1984 ; lemma 3.1.) mais pas suffisantes (Hofbauer et al. 1984 ; lemma 3.2.). Il est curieux que le contre-exemple qui établit l'insuffisance soit issu d'un des systèmes les plus coopératifs, celui des systèmes de mutualistes (existence d'interaction interspécifique bénéfique et facultative entre deux individus). Néanmoins, Hofbauer et al. (1984 ; lemma 3.3.) établissent des conditions suffisantes dans un cas particulier qui exclue tous les systèmes de mutualistes, mais qui englobe les dynamiques proie-prédateur. Le lemme qui suit étend ces résultats aux cas des équations aux différences de Lokta-Volterra (**A2**) en environnement fluctuant.

Hofbauer et al. (1984) définissent la matrice d'interaction  $A$  comme étant *hiérarchiquement ordonnée* s'il existe un réarrangement des indices tels que  $a_i^j \geq 0$  chaque fois que  $i \leq j$ , et si de plus  $a_i^i > 0$  pour tout  $i$ . Ceci signifie en particulier que les interactions interspécifiques positives ( $a_i^j < 0$ ) ont lieu seulement lorsque  $j < i$ . Par abus de langage, de tels systèmes dynamiques seront dits hiérarchiquement ordonnés.

**Lemme 3.1.** *Si la matrice  $A$  de (**A2**) est hiérarchiquement ordonnée, alors il existe  $K > 0$  tel que  $X_n \in [0, K]^d$  pour tout  $n \geq d + 1$ .* ◇

**PREUVE du lemme 3.1 :**

Comme  $\xi_{n+1}^1 \leq 1$  et  $a_1^j \geq 0$  pour tout  $j \geq 2$ , alors

$$\begin{aligned} X_{n+1}^1 &= X_n^1 \exp \left( b_1 - a_1^1 X_n^1 - \sum_{j>1} a_1^j X_n^j \right) \xi_{n+1}^1 \\ &\leq X_n^1 \exp (b_1 - a_1^1 X_n^1) \\ &\leq K_1; \end{aligned}$$

où  $K_1 = e^{b_1-1}/a_1^1$ . La dernière inégalité découle du fait que la fonction  $f$  définie par  $f(t) = t \exp(r - at)$  atteint son maximum au point  $(1/a, e^{r-1}/a)$ .

Supposons qu'il existe  $K_j$  tel que  $X_n^j \in [0, K_j]$  pour  $j \leq i-1$  et  $n \geq j+1$ . Nous allons prouver qu'il existe  $K_i$  tel que  $X_n^i \in [0, K_i]$  pour  $n \geq i+1$ .

De l'hypothèse d'induction précédente et du fait que  $A$  est hiérarchiquement ordonnée,

$$\begin{aligned} X_{n+1}^i &= X_n^i \exp \left( b_i - \sum_{j<i} a_i^j X_n^j - a_i^i X_n^i - \sum_{j>i} a_1^j X_n^j \right) \xi_{n+1}^1 \\ &\leq X_n^i \exp \left( b_i - \sum_{j<i} a_i^j X_n^j - a_i^i X_n^i \right) \\ &\leq \frac{1}{a_i^i} \exp \left( b_i + \sum_{j<i} |a_i^j| K_j - 1 \right), \text{ pour } n \geq i. \end{aligned}$$

Ainsi,  $X_n^i \leq K_i$  pour  $n \geq i+1$  où  $K_i = \frac{1}{a_i^i} \exp \left( b_i + \sum_{j<i} |a_i^j| K_j - 1 \right)$ . En posant

$$K = \max_{i=1, \dots, d} K_i,$$

nous obtenons le résultat escompté.  $\square$

Le lemme 3.2 ci-dessous montre que la vérification de la condition de persistance peut se résumer à un problème d'algèbre linéaire. En particulier, ce lemme implique que tous les critères de permanence développés par Hofbauer, Hutson et Jansen (1984) pour les systèmes hiérarchiquement ordonnés s'étendent aux dynamiques aux différence stochastiques de Lotka-Volterra (**A2**).

**Lemme 3.2.** *Soit  $\mu$  une mesure ergodique pour (**A2**) et posons  $\beta_i = b_i + \mathbb{E} [\log \xi_1^i]$ . S'il existe une unique solution  $\hat{x}$  au système d'équations linéaires*

$$\begin{cases} \beta_i - \sum_{j=1}^d a_i^j \hat{x}_j = 0 \text{ pour } i \in \text{supp}(\mu) \\ \hat{x}_i = 0 \text{ sinon,} \end{cases}$$

alors

$$\lambda_i(\mu) = \begin{cases} 0 & \text{si } i \in \text{supp}(\mu) \\ \beta_i - \sum_{j=1}^d a_i^j \hat{x}_j & \text{sinon.} \end{cases}$$

◇

**PREUVE du lemme 3.2 :**

Les notations sont celles de la proposition 1.1 en particulier, rappelons que

$$\text{supp}(\mu) = \left\{ i = 1, \dots, \mathbf{d} \mid \mu(\{x \in \mathbf{S} \mid x_i > 0\}) = 1 \right\}.$$

Les taux d'invasion ( $i = 1, \dots, \mathbf{d}$ ) sont donnés par

$$\begin{aligned} \lambda_i(\mu) &= \int_{\mathbf{S}} \mu(dx) \lambda_i(x) = \int_{\mathbf{S}} \mu(dx) \mathbb{E}[\log(f_i(x, \boldsymbol{\xi}_1))] \\ &= b_i + \mathbb{E}[\log \boldsymbol{\xi}_1^i] - \sum_{j=1}^{\mathbf{d}} a_i^j \int_{\mathbf{S}} x_j \mu(dx) \\ &= \beta_i - \sum_{j=1}^{\mathbf{d}} a_i^j \int_{\mathbf{S}} x_j \mu(dx). \end{aligned}$$

D'une part, comme  $\mu$  est ergodique,  $\mu(\{x \in \mathbf{S} \mid x_i > 0\}) = 0$  si  $i \notin \text{supp}(\mu)$  donc trivialement

$$\int_{\mathbf{S}} x_i \mu(dx) = 0, \text{ pour } i \notin \text{supp}(\mu).$$

Et d'autre part, le point (iii) de la proposition 1.1 implique que

$$\lambda_i(\mu) = 0 \text{ pour } i \in \text{supp}(\mu).$$

Le résultat escompté est alors une conséquence immédiate de l'unicité de la solution du systèmes d'équations linéaire de l'hypothèse. Il suffit de poser

$$\hat{x}_i = \int_{\mathbf{S}} x_i \mu(dx).$$

□

### 3.3 Dynamique stochastique du réplicateur (*d.s.r.*)

#### 3.3.1 Généralités

Dans cette section, nous proposons de revenir à la dynamique stochastique du réplicateur (*d.s.r.* en abrégé) dont **(E)** est une généralisation. De nombreux articles

y sont consacrés, notamment celui de Garay et Hofbauer (2003) qui aborde la notion de permanence en terme de dynamique topologique et, l'article de Benaïm et al. (2008) qui étend cette notion à la dynamique stochastique *pertubée* au sens de l'inégalité (2.7). Cette dynamique fut introduite par Taylor et Jonker (1978), et baptisée ainsi par Schuster and Sigmund 1983. Elle se focalise sur l'évolution de la fréquence des catégories dans la population et s'intéresse plus précisément à la notion de *succès évolutif* dont la mesure se fait à travers le taux de croissance

$$\frac{\dot{Z}_t^i}{Z_t^i} := \frac{1}{Z_t} \frac{dZ_t}{dt}, \quad i = 1, \dots, \mathbf{d}.$$

Dans l'expression précédente  $Z_t^i$  représente le nombre d'individus de l'espèce  $i$  dans la population au temps  $t$ . L'état de la population est décrit par le vecteur colonne des fréquences

$$X_t = \left( X_t^1, \dots, X_t^{\mathbf{d}} \right)^t \quad \text{où} \quad X_t^i := \frac{Z_t^i}{\sum_{j=1}^{\mathbf{d}} Z_t^j}.$$

Cette dynamique s'obtient en postulant que la dérivée logarithmique de  $Z_t^i$  (variation relative du nombre d'individus de type  $i$ ) est donnée par une fonction d'utilité  $h$  de  $\Delta$  à valeurs dans  $\mathbf{R}^{\mathbf{d}}$  lipschitzienne, et au besoin de classe  $\mathcal{C}^2$ . Plus précisément

$$\dot{Z}_t = Z_t \circ h(X_t).$$

Il revient de même de dire que

$$\dot{X}_t = X_t \circ \widehat{h}(X_t)$$

où

$$\widehat{h}_i(x) = h_i(x) - \sum_{j=1}^{\mathbf{d}} x_j h_j(x), \quad \text{pour } i = 1, \dots, \mathbf{d}$$

représente la différence entre la fonction d'utilité de l'espèce  $i$  et la fonction d'utilité moyenne de la population.

Fudenberg et Harris (1992) proposent l'analogue stochastique de cette dynamique. Ils supposent que le taux de croissance relatif du nombre d'individus d'une certaine espèce est stochastique, et est donnée par la fonction d'utilité de cette espèce et un

mouvement brownien standard  $\mathbf{d}$ -dimensionnel  $\mathcal{W}$ , c.-à-d.

$$dZ_t = Z_t \circ (h(X_t)dt + \sigma \cdot d\mathcal{W}_t) \quad (3.11)$$

où  $\sigma$  est la  $(\mathbf{d}, \mathbf{d})$ -matrice diagonale à éléments diagonaux  $\sigma_1, \dots, \sigma_{\mathbf{d}}$  strictement positifs. Composante par composante cette équation s'écrit sous la forme

$$dZ_t^i = Z_t^i (h_i(X_t)dt + \sigma_i d\mathcal{W}_t^i), \quad i = 1, \dots, \mathbf{d}.$$

La formule d'Itô appliquée à la fonction  $x = \phi(z) := z/(z_1 + \dots + z_{\mathbf{d}})$  entraîne que

$$dX_t^i = d\phi_i(Z_t) = \mathcal{L}\phi_i(Z_t)dt + \mathcal{A}\phi_i(Z_t) \cdot d\mathcal{W}_t.$$

Comme d'une part

$$\begin{aligned} \frac{\partial \phi_i}{\partial z_j}(z) &= (z_1 + \dots + z_{\mathbf{d}})^{-1} (\delta_{ij} - x_i) \\ \frac{\partial^2 \phi_i}{\partial z_k \partial z_j}(z) &= (z_1 + \dots + z_{\mathbf{d}})^{-2} (2x_i - \delta_{ij} - \delta_{ik}) \end{aligned}$$

où  $\delta_{ij}$  désigne le symbole de Kronecker,

et d'autre part

$$(\sigma \sigma^{\mathbf{t}})_i^j = \sigma_i^2,$$

on a

$$\mathcal{L}\phi_i(z) = x_i \left[ h_i(x) - x_i \sigma_i^2 - \sum_{j=1}^{\mathbf{d}} x_j (h_j(x) - x_j \sigma_j^2) \right]$$

et

$$(\mathcal{A}\phi_i)_j(z) = x_i (\delta_{ij} - x_j) \sigma_j.$$

Au final, en notant  $f$  le vecteur de dérive relative et  $\vartheta$  la matrice de diffusion relative, donnés par les relations

$$\begin{aligned} f_i(x) &= h_i(x) - x_i \sigma_i^2 - \sum_{j=1}^{\mathbf{d}} x_j (h_j(x) - x_j \sigma_j^2), \quad i = 1, \dots, \mathbf{d} \\ \vartheta_i(x) &= \left( (\delta_{i1} - x_1) \sigma_1, \dots, (\delta_{i\mathbf{d}} - x_{\mathbf{d}}) \sigma_{\mathbf{d}} \right), \quad i = 1, \dots, \mathbf{d} \end{aligned}$$

l'équation (3.11) s'énonce sous la forme équivalente

$$dX_t^i = X_t^i (f_i(X_t) dt + \vartheta_i(X_t) \cdot d\mathcal{W}_t), \quad i = 1, \dots, \mathbf{d}. \quad (\mathbf{A3})$$

Enfin les coefficients de la matrice de covariation relative  $\Gamma$  sont donnés par

$$\Gamma_k^k(x) := (\vartheta(x) \vartheta(x)^{\mathbf{t}})_k^k = (1 - x_k)^2 \sigma_k^2 + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq k}}^{\mathbf{d}} x_j^2 \sigma_j^2.$$

### 3.3.2 *d.s.r.*, le cas de deux espèces

$\mu$	$\lambda_1(\mu)$	$\lambda_2(\mu)$
$\delta_1$	0	$h_2(e_1) - h_1(e_1) - \frac{1}{2}(\sigma_2^2 - \sigma_1^2)$
$\delta_2$	$h_1(e_2) - h_2(e_2) - \frac{1}{2}(\sigma_1^2 - \sigma_2^2)$	0

Tableau 3.3 – Taux d'invasion dans la *d.s.r.* de 2 espèces

Lorsque  $\mathbf{d} = 2$ , les seules mesures ergodiques sur le bord  $\Delta_o$  du simplexe sont les mesures de Dirac  $\delta_1$  et  $\delta_2$ , *resp.* aux extrémités  $e_1 = (1, 0)$  et  $e_2 = (0, 1)$ . En utilisant l'égalité (2.2), les taux d'invasion correspondant à ces mesures sont données par

$$\lambda_i(\delta_j) = \lambda_i(e_j) = f_i(e_j) - \frac{1}{2} \Gamma_i^i(e_j), \quad i, j = 1, 2.$$

Nous obtenons alors les résultats du tableau 3.3.

Ainsi, les deux stratégies persistent si

$$h_1(e_2) - \frac{\sigma_1^2}{2} > h_2(e_2) - \frac{\sigma_2^2}{2} \quad (3.12a)$$

et

$$h_2(e_1) - \frac{\sigma_2^2}{2} > h_1(e_1) - \frac{\sigma_1^2}{2}. \quad (3.12b)$$

Pour  $\mathbf{d} = 2$ , l'e.d.s **(A3)** est non-dégénérée puisque pour tout état strictement positif  $x$  de  $\Delta' = \{(x_1, x_2)^t, x_1 \in ]0, 1[ \}$ , les colonnes de la matrice de diffusion

$$a(x) = \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} * \begin{pmatrix} \vartheta_1(x) \\ \vartheta_2(x) \end{pmatrix} = x_1(1-x_1) \begin{pmatrix} \sigma_1 & -\sigma_2 \\ -\sigma_1 & \sigma_2 \end{pmatrix}$$

engendrent  $T\Delta = \{u(1, -1), u \in \mathbf{R}\}$ . Lorsque les inégalités (3.12) sont vérifiées, le théorème 2.6 garantit alors l'existence d'une unique mesure invariante  $\nu$  portée par  $\Delta'$ . Cette mesure admet une densité  $\zeta$  par rapport à la mesure de Lebesgue<sup>4</sup>  $d\lambda^*$  sur  $\Delta'$ . Plus précisément, pour toute fonction mesurable positive  $g : \Delta \rightarrow \mathbf{R}$ ,

$$\begin{aligned} \int_{\Delta} g d\nu &= \int_{\Delta} g \cdot \zeta d\lambda^* = \int_0^1 (g \cdot \zeta) \circ \mathbf{q}(x_1) dx_1 = \int_0^1 (g \circ \mathbf{q}) \cdot (\zeta \circ \mathbf{q})(x_1) dx_1 \\ &= \int_0^1 \tilde{g}(x_1) \tilde{\zeta}(x_1) dx_1. \end{aligned}$$

Rappelons que  $\mathbf{q}^{-1} : (x_1, 1-x_1) \mapsto x_1$  est la projection bijective de  $\Delta'$  sur l'intervalle  $]0, 1[$ . Dans la dernière égalité nous avons posé  $\tilde{g} = g \circ \mathbf{q}$  et  $\tilde{\zeta} = \zeta \circ \mathbf{q}$ . La fonction  $\tilde{\zeta}$  caractérise alors entièrement la mesure invariante  $\nu$ , puisque

$$\tilde{\zeta}(x_1) = \zeta(x_1, 1-x_1).$$

Il est possible d'en déterminer l'expression explicite. En effet, le système **(A3)** se résume à

$$dX_t^1 = b(X_t^1)dt + a(X_t^1)d\tilde{\mathcal{W}}_t,$$

---

4.  $d\lambda^* := d(x_1, 1-x_1)$  est la mesure de Lebesgue sur  $\Delta$ , image par  $\mathbf{q}$  de la mesure de Lebesgue usuelle  $d\lambda = dx_1$ .

où

$$\begin{aligned} b(x_1) &= x_1(1-x_1)(h_1(x) - h_2(x) + (1-x_1)\sigma_2^2 - x_1\sigma_1^2) \\ a(x_1) &= \sigma x_1(1-x_1), \\ \sigma &= \sqrt{\sigma_1^2 + \sigma_2^2} \text{ et} \\ \widetilde{\mathcal{W}}_t &= \frac{\mathcal{W}_t^1 - \mathcal{W}_t^2}{\sigma} \text{ est un mouvement brownien standard unidimensionnel.} \end{aligned}$$

Soit  $\mathcal{L}$  désigne le générateur infinitésimal associé au processus  $X^1$  et soit  $\phi$  une fonction de classe  $\mathcal{C}^2$ . La mesure  $\tilde{\zeta}(x_1)dx_1$  est caractérisée par (proposition 2.5) :

$$0 = \int_0^1 \mathcal{L}\phi(x_1)\tilde{\zeta}(x_1)dx_1.$$

Comme d'une part,

$$\mathcal{L}\phi = b\phi' + \frac{1}{2}a^2\phi''$$

et d'autre part,

$$\left[ \phi b\tilde{\zeta} + \frac{1}{2}\phi'a^2\tilde{\zeta} - \frac{1}{2}\phi(a^2\tilde{\zeta})' \right]_0^1 = 0,$$

on obtient par intégrations par parties que

$$0 = \int_0^1 \phi(x_1) \left[ \frac{1}{2} \left( a^2(x_1)\tilde{\zeta}(x_1) \right)'' - \left( b(x_1)\tilde{\zeta}(x_1) \right)' \right] dx_1.$$

Ainsi, la fonction  $\tilde{\zeta}$  solution de l'équation différentielle

$$\frac{1}{2} \left( a^2\tilde{\zeta} \right)'' - \left( b\tilde{\zeta} \right)' = 0,$$

est donnée par la formule

$$\tilde{\zeta}(x_1) = \frac{C}{a^2(x_1)} \exp \left[ 2 \int_0^{x_1} \frac{b(u)}{a^2(u)} du \right], \quad (3.13)$$

où  $C$  est une constante de normalisation. Par exemple, lorsque les fonctions  $h_i$  sont linéaires, alors cette distribution stationnaire est une loi Bêta, comme nous le montrerons dans l'exemple qui suit.

### 3.3.3 *d.s.r.* , un cas de trois espèces

Puisqu'il est aisé de caractériser la mesure invariante lorsque seulement deux espèces sont en interaction, il est possible comme il sera illustrer dans le paragraphe suivant d'énoncer des conditions explicites de persistance lorsque trois espèces sont en compétition. La méthode consistera chaque fois à éliminer une des espèces, et à ne considérer que les interactions entre les deux espèces restantes, de sorte à pouvoir appliquer la plupart des résultats du précédent paragraphe. Supposons que les taux de croissance par individu soient donnés par les fonctions affines

$$h_1(x) = r_1 + c_1x_3, \quad h_2(x) = r_2 \quad \text{et} \quad h_3(x) = r_3 - c_3x_1.$$

Schématiquement  $r_1, r_2, r_3 \geq 0$  sont les taux de reproduction inhérents à chaque espèce, les interactions entre les espèces 1 et 3 engendrent un bénéfice  $c_1 > 0$  pour l'espèce 1 et un coût  $c_3 > 0$  pour l'espèce 3. Pour envisager la coexistence, supposons en toute généralité que

$$r_3 - \frac{\sigma_3^2}{2} > r_2 - \frac{\sigma_2^2}{2} > r_1 - \frac{\sigma_1^2}{2}. \quad (3.14)$$

► Dans un premier temps, imaginons que l'espèce 1 soit absente, c'est-à-dire  $Z_0^1 = 0$ . Les espèces 2 et 3 restantes vérifient le système d'*e.d.s.*

$$dZ_t^i = Z_t^i (r_i dt + \sigma_i d\mathcal{W}_t^i), \quad i = 2, 3.$$

Supposons  $Z_0^3 > 0$ , la dynamique se résume à

$$dX_t^3 = b_1(X_t^3)dt + a_1(X_t^3)d\widetilde{\mathcal{W}}_t,$$

où

$$\begin{aligned} b_1(u) &= u(1-u) (r_3 - r_2 + (1-u)\sigma_2^2 - u\sigma_3^2) \\ a_1(u) &= u(1-u)\sqrt{\sigma_3^2 + \sigma_2^2}, \\ \widetilde{\mathcal{W}}_t &= \frac{\mathcal{W}_t^3 - \mathcal{W}_t^2}{\sqrt{\sigma_3^2 + \sigma_2^2}} \text{ est un mouvement brownien standard.} \end{aligned}$$

Posons

$$\tilde{X}_t^3 = \ln \left( \frac{X_t^3}{1 - X_t^3} \right).$$

Par la formule d'Itô, le processus  $\tilde{X}_t^3$  satisfait l'e.d.s

$$d\tilde{X}_t^3 = \tilde{b}_1(X_t^3)dt + \tilde{a}_1(X_t^3)d\tilde{\mathcal{W}}_t,$$

avec

$$\tilde{b}_1(u) = \frac{b_1(u)}{u(1-u)} + \frac{a_1^2(u)(2u-1)}{2u^2(1-u)^2} = r_3 - \frac{\sigma_3^2}{2} - r_2 + \frac{\sigma_2^2}{2}$$

et

$$\tilde{a}_1(u) = \frac{a_1(u)}{u(1-u)} = \sqrt{\sigma_3^2 + \sigma_2^2}.$$

Les expressions précédentes étant constantes, le processus  $\tilde{X}_t^3$  s'écrit

$$\tilde{X}_t^3 = \tilde{b}_1 t + \tilde{a}_1 \tilde{\mathcal{W}}_t$$

et converge presque sûrement vers  $+\infty$ , puisque sa dérive  $\tilde{b}_1$  est strictement positive.

Autrement dit,

$$X_t^3 = \frac{\exp(\tilde{X}_t^3)}{1 + \exp(\tilde{X}_t^3)}$$

converge presque sûrement vers 1. Il revient de même de dire que presque sûrement

$$\lim_{t \rightarrow \infty} X_t = (0, 0, 1).$$

► De même, si l'espèce 3 est absente, i.e.  $Z_0^3 = 0$ , et  $Z_0^2 > 0$ ,  $X_t$  converge presque sûrement vers  $(0, 1, 0)$ , puisque

$$r_1 - \frac{\sigma_1^2}{2} < r_2 - \frac{\sigma_2^2}{2}.$$

► Enfin si l'espèce 2 est absente, i.e.  $Z_0^2 = 0$ , le tableau 3.3 permet d'obtenir les

taux d'invasion

$$\lambda_3(\delta_1) = h_3(e_1) - h_1(e_1) - \frac{1}{2}(\sigma_3^2 - \sigma_1^2) = r_3 - c_3 - r_1 - \frac{1}{2}(\sigma_3^2 - \sigma_1^2). \quad (3.15a)$$

et

$$\lambda_1(\delta_3) = h_1(e_3) - h_3(e_3) - \frac{1}{2}(\sigma_1^2 - \sigma_3^2) = r_1 + c_1 - r_3 - \frac{1}{2}(\sigma_1^2 - \sigma_3^2) \quad (3.15b)$$

Les conditions de persistance du type (3.12) se traduisent alors par les inégalités

$$c_1 > r_3 - \frac{\sigma_3^2}{2} - r_1 + \frac{\sigma_1^2}{2} > c_3. \quad (3.16)$$

Ces inégalités constituent les conditions de persistance de la dynamique restreinte à l'ensemble

$$\mathbf{E}_2 := \{x = (x_1, x_2, x_3) \in \Delta \mid x_1 x_3 > 0 \text{ et } x_2 = 0\}.$$

Par souci de simplification, posons

$$K_{ji} = r_j - \frac{\sigma_j^2}{2} - r_i + \frac{\sigma_i^2}{2} > 0, \quad 1 \leq i < j \leq 3,$$

de sorte que

$$\lambda_3(\delta_1) = K_{31} - c_3 \quad \text{et} \quad \lambda_1(\delta_3) = c_1 - K_{31}.$$

Lorsque les inégalités (3.16) sont vérifiées, il existe une unique mesure invariante  $\nu_2$ , donc à fortiori ergodique sur le sous-ensemble  $\mathbf{E}_2$ . La fonction de densité de  $\nu_2$  par rapport à la mesure de Lebesgue sur  $\mathbf{E}_2$ , notée

$$\zeta(x_1, 0, 1 - x_1) := \tilde{\zeta}(x_1)$$

s'exprime de façon explicite grâce à l'expression (3.13). En effet, posons

$$\begin{aligned} b_2(u) &= u(1-u) [h_1(u, 0, 1-u) - h_3(u, 0, 1-u) + (1-u)\sigma_3^2 - u\sigma_1^2] \\ &= u(1-u) [r_1 + c_1(1-u) - r_3 + c_3u + \sigma_3^2(1-u) - \sigma_1^2u], \end{aligned} \quad (3.17)$$

$$a_2^2(u) = u^2(1-u)^2(\sigma_1^2 + \sigma_3^2). \quad (3.18)$$

En remarquant que

$$\frac{b_2(u)}{a_2^2(u)} = \frac{1}{\sigma_1^2 + \sigma_3^2} \left[ (r_1 - r_3 + c_1 + \sigma_3^2) \frac{1}{u} - (r_3 - r_1 - c_3 + \sigma_1^2) \frac{1}{1-u} \right], \quad (3.19)$$

un calcul direct permet d'obtenir

$$\tilde{\zeta}(x_1) = \frac{1}{B(\alpha, \beta)} x_1^{\alpha-1} (1-x_1)^{\beta-1}, \quad (3.20)$$

où  $B(\alpha, \beta) = \int_0^1 x_1^{\alpha-1} (1-x_1)^{\beta-1} dx_1$  est la constante de normalisation avec

$$\alpha = \frac{2(r_1 - r_3 + c_1 + \sigma_3^2)}{\sigma_1^2 + \sigma_3^2} - 1 \text{ et } \beta = \frac{2(r_3 - r_1 - c_3 + \sigma_1^2)}{\sigma_1^2 + \sigma_3^2} - 1.$$

Les inégalités (3.16) assurent que les quantités  $\alpha$  et  $\beta$  sont strictement positives. La probabilité  $\nu_2$  suit donc une distribution Bêta de paramètres  $\alpha$  et  $\beta$ .

Au final, sous les conditions (3.14) et (3.16), il existe 4 mesures ergodiques sur le bord  $\Delta_o$  : les trois mesures de Dirac  $\delta_1, \delta_2, \delta_3$  resp. aux sommets  $e_1, e_2, e_3$  et la mesure non-triviale  $\nu_2$  dont la densité est donnée par la formule (3.20). Les formules du tableau 3.3 permettent de calculer les taux d'invasion  $\lambda_i(\delta_j)$  pour  $i, j = 1, 2, 3$ . En particulier,

(i) les taux d'invasion  $\lambda_1(\delta_3)$  et  $\lambda_3(\delta_1)$  sont données par les relations (3.15);

(ii)

$$\lambda_i(\delta_i) = 0, \quad i = 1, 2, 3;$$

(iii)

$$\lambda_i(\delta_2) = r_i - \frac{\sigma_i^2}{2} - r_2 + \frac{\sigma_2^2}{2}, \quad i = 1, 3$$

et

$$\lambda_2(\delta_j) = r_2 - \frac{\sigma_2^2}{2} - r_j + \frac{\sigma_j^2}{2}, \quad j = 1, 3.$$

Quant à la mesure  $v_2$ , et en posant  $\sigma^2 = \sigma_1^2 + \sigma_3^2$ , les taux de croissance espérés

$$\tilde{\lambda}_i(x_1) := \lambda_i(x_1, 0, x_3), \quad i = 1, 2, 3$$

sont donnés par les relations suivantes :

$$\begin{aligned} \tilde{\lambda}_1(x_1) &= (r_1 - r_3 + c_3 - \sigma_1^2) x_3 + \left( c_1 - c_3 + \frac{\sigma^2}{2} \right) x_3^2 ; \\ \tilde{\lambda}_3(x_1) &= (r_3 - r_1 - c_1 - \sigma_3^2) x_1 + \left( c_1 - c_3 + \frac{\sigma^2}{2} \right) x_1^2 ; \\ \tilde{\lambda}_2(x_1) &= r_2 - \frac{\sigma_2^2}{2} - r_3 + \frac{\sigma_3^2}{2} + (r_3 - r_1 - c_1 + c_3 - \sigma_3^2) x_1 \\ &\quad + \left( c_1 - c_3 + \frac{\sigma^2}{2} \right) x_1^2. \end{aligned}$$

En adoptant les artifices et notations de la sous-section 3.3.2, et en posant

$$B_{ij} := B(\alpha + i, \beta + j),$$

les différents taux d'invasion par rapport à la mesure  $v_2$

$$\lambda_i(v_2) = \int_0^1 \tilde{\lambda}_i(x_1) \tilde{\zeta}(x_1) dx_1, \quad i = 1, 2, 3$$

sont

$$\begin{aligned} \lambda_1(v_2) &= (r_1 - r_3 + c_3 - \sigma_1^2) \frac{B_{01}}{B_{00}} + \left( c_1 - c_3 + \frac{\sigma^2}{2} \right) \frac{B_{02}}{B_{00}} ; \\ \lambda_3(v_2) &= (r_3 - r_1 - c_1 - \sigma_3^2) \frac{B_{10}}{B_{00}} + \left( c_1 - c_3 + \frac{\sigma_1^2}{2} \right) \frac{B_{20}}{B_{00}} ; \\ \lambda_2(v_2) &= r_2 - \frac{\sigma_2^2}{2} - r_3 + \frac{\sigma_3^2}{2} + (r_3 - r_1 - c_1 + c_3 - \sigma_3^2) \frac{B_{10}}{B_{00}} \\ &\quad + \left( c_1 - c_3 + \frac{\sigma^2}{2} \right) \frac{B_{20}}{B_{00}}. \end{aligned}$$

Les propriétés usuelles de la fonction Bêta, notamment son expression sous forme

de la fonction Gamma <sup>5</sup>, permettent d'établir que

$$\begin{aligned}\frac{B_{10}}{B_{00}} &= \frac{\alpha}{\alpha + \beta} = \frac{1}{c_1 - c_3} \left( r_1 - r_3 + c_1 - \frac{\sigma_1^2}{2} + \frac{\sigma_3^2}{2} \right), \\ \frac{B_{20}}{B_{00}} &= \frac{B_{10}}{B_{00}} \cdot \frac{1}{c_1 - c_3 + \sigma^2/2} (r_1 - r_3 + c_1 + \sigma_3^2) \\ \frac{B_{02}}{B_{00}} &= \frac{B_{01}}{B_{00}} \cdot \frac{1}{c_1 - c_3 + \sigma^2/2} (-r_1 + r_3 - c_3 + \sigma_1^2).\end{aligned}$$

On a alors

$$\begin{aligned}\lambda_1(v_2) &= \frac{B_{01}}{B_{00}} \left( r_1 - r_3 + c_3 - \sigma_1^2 + \frac{B_{02}}{B_{01}} \cdot (c_1 - c_3 + \sigma^2/2) \right) = 0, \\ \lambda_3(v_2) &= \frac{B_{10}}{B_{00}} \left( r_3 - r_1 - c_1 - \sigma_3^2 + \frac{B_{20}}{B_{10}} \cdot (c_1 - c_3 + \sigma^2/2) \right) = 0,\end{aligned}$$

et

$$\lambda_2(v_2) = r_2 - \frac{\sigma_2^2}{2} - r_3 + \frac{\sigma_3^2}{2} + \frac{c_3}{c_1 - c_3} \left( r_1 - r_3 + c_1 - \frac{\sigma_1^2}{2} + \frac{\sigma_3^2}{2} \right).$$

Le taux d'invasion de l'espèce 2 par rapport à la mesure  $v_2$  se réécrit sous la forme équivalente

$$\lambda_2(v_2) = \frac{c_1 \sigma_3^2 - (c_1 - c_3) \sigma_2^2 - c_3 \sigma_1^2 - 2c_1 r_3 + 2(c_1 - c_3) r_2 + 2c_3 r_1 + 2c_1 c_3}{2(c_1 - c_3)}. \quad (3.21)$$

Ces différents résultats sont résumés dans le tableau 3.4 ci-dessous.

Pour  $\mathbf{d} = 3$ , l'*e.d.s.* **(A3)** est non-dégénérée puisque sa matrice de diffusion

$$a(x) = x * \vartheta(x) = \begin{pmatrix} x_1(1-x_1)\sigma_1 & -x_1x_2\sigma_2 & -x_1x_3\sigma_3 \\ -x_2x_1\sigma_1 & x_2(1-x_2)\sigma_2 & -x_2x_3\sigma_3 \\ -x_3x_1\sigma_1 & -x_3x_2\sigma_2 & x_3(1-x_3)\sigma_3 \end{pmatrix}$$

est de déterminant  $(1 - x_1 - x_2 - x_3) \prod_{i=1}^3 x_i \sigma_i$  strictement positif, pour tout  $x \in \Delta'$ .

---

5.  $B(\alpha, \beta + 1) = \frac{\beta}{\alpha + \beta} B(\alpha, \beta)$ ,  $B(\alpha, \beta) = B(\beta, \alpha) = \frac{\Gamma(\alpha)\Gamma(\beta)}{\Gamma(\alpha + \beta)}$ , où  $\Gamma(\alpha) = \int_0^\infty t^{\alpha-1} e^{-t} dt$ .

$\mu$	$\lambda_1(\mu)$	$\lambda_2(\mu)$	$\lambda_3(\mu)$
$\delta_1$	0	$r_2 - \frac{\sigma_2^2}{2} - r_1 + \frac{\sigma_1^2}{2} > 0$	$K_{31} - c_3$
$\delta_2$	$r_1 - \frac{\sigma_1^2}{2} - r_2 + \frac{\sigma_2^2}{2} < 0$	0	$r_3 - \frac{\sigma_3^2}{2} - r_2 + \frac{\sigma_2^2}{2} > 0$
$\delta_3$	$c_1 - K_{31}$	$r_2 - \frac{\sigma_2^2}{2} - r_3 + \frac{\sigma_3^2}{2} < 0$	0
$v_2$	0	(3.21)	0

Tableau 3.4 – Taux d’invasion dans la *d.s.r.* de 3 espèces,  $c_3 < K_{31} < c_1$

Pour comprendre le sort des trois espèces en interaction, il y a quatre cas génériques à considérer.

► cas (i) :  $c_3 < K_{31} < c_1$ .

Tant que  $\lambda_2(v_2) > 0$ , les signes des taux d’invasion du tableau 3.4 sont donnés par

$\mu$	$\lambda_1(\mu)$	$\lambda_2(\mu)$	$\lambda_3(\mu)$
$\delta_1$	0	+	+
$\delta_2$	–	0	+
$\delta_3$	+	–	0
$v_2$	0	+	0

Tableau 3.5 – Signes des taux d’invasion sous la condition  $\lambda_2(v_2) > 0$

Ainsi la condition de persistance (ii) du théorème 1.3 est vérifiée en choisissant

$$p_3 \gg p_1 \gg p_2 > 0.$$

Le théorème 2.6 assure alors l’existence d’une unique distribution stationnaire sur  $\Delta'$ . Comme les inégalités (3.16) garantissent que  $c_1 - c_3 > 0$ , la formule (3.21) implique que les fluctuations stochastiques dans le taux de croissance de l’espèce 3 peuvent favoriser la coexistence, puisqu’elles apportent la contribution strictement positive  $c_1 \sigma_3^2$ . Contrairement, les fluctuations stochastiques dans les taux des autres

espèces peuvent inhiber la coexistence, par la contribution négative  $-[(c_1 - c_3)\sigma_2^2 + c_3\sigma_1^2]$ .

► cas (ii) :  $c_1 < K_{31} < c_3$ .

La condition (3.16) n'est plus remplie. Les taux d'invasion  $\lambda_3(1, 0, 0)$  et  $\lambda_1(0, 0, 1)$  sont tous deux négatifs, et les seules mesures ergodiques sur  $\Delta_o$  sont les mesures de Dirac  $\delta_1, \delta_2$  et  $\delta_3$ . Dans ce cas, nous conjecturons que la coexistence n'a pas lieu.

$\mu$	$\lambda_1(\mu)$	$\lambda_2(\mu)$	$\lambda_3(\mu)$
$\delta_1$	0	+	-
$\delta_2$	-	0	+
$\delta_3$	-	-	0

Tableau 3.6 – Signes des taux d'invasion sous la condition  $c_1 < K_{31} < c_3$

► cas (iii) :  $c_1, c_3 < K_{31}$ .

Alors les seules mesures ergodiques sur  $\Delta_o$  sont les mesures de Dirac  $\delta_1, \delta_2$  et  $\delta_3$ . Les signes des taux d'invasion sont alors donnés par le tableau 3.3.3. La dynamique sur le bord  $\Delta_o$  est donnée par la figure 3.3.3 où on observe que l'espèce 3 domine les autres espèces et l'espèce 1 est dominée par les autres espèces. Nous conjecturons que dans cette configuration la coexistence n'a pas lieu <sup>6</sup>.

$\mu$	$\lambda_1(\mu)$	$\lambda_2(\mu)$	$\lambda_3(\mu)$
$\delta_1$	0	+	+
$\delta_2$	-	0	+
$\delta_3$	-	-	0

Tableau 3.7 – Signes des taux d'invasion sous la condition  $c_1, c_3 < K_{31}$

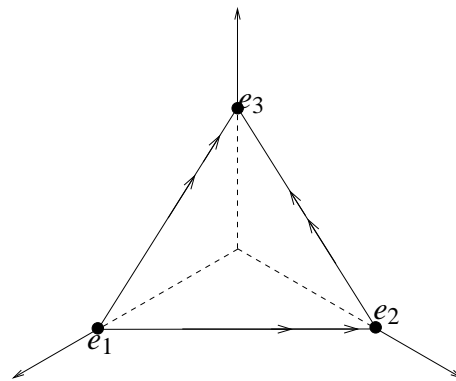


Figure 3.2 – *d.s.r.* sur  $\Delta_o$  sous la condition  $c_1, c_3 < K_{31}$

6. Il existe un vecteur de poids  $p = (1, 0, 0)$  tel que la combinaison linéaire pondérée par  $p$  des taux d'invasion soit négative, voir à ce titre le chapitre discussion et perspectives, page 107.

► cas (iv) :  $c_1, c_3 > K_{31}$ .

La dynamique sur le bord  $\Delta_o$  est similaire à une dynamique pierre-feuille-ciseaux, et les seules mesures ergodiques sont les mesures de Dirac aux sommets  $e_1$  (pierre),  $e_2$  (feuille) et  $e_3$  (ciseaux), voir la figure 3.1 de la page 81. Les signes des taux d'invasion sont alors donnés par le tableau 3.8 ci-dessous.

$\mu$	$\lambda_1(\mu)$	$\lambda_2(\mu)$	$\lambda_3(\mu)$
$\delta_1$	0	+	-
$\delta_2$	-	0	+
$\delta_3$	+	-	0

Tableau 3.8 – Signes des taux d'invasion dans la *d.s.r.* de type *p.-f.-c.*

Et dans cette configuration le critère de persistance (ii) est vérifiée si et seulement si  $c_1 > c_3$ . En effet

**Lemme 3.3.** *soit la matrice*

$$U = \begin{pmatrix} 0 & u_1 & -w_3 \\ -u_1 & 0 & u_2 \\ w_1 & -u_2 & 0 \end{pmatrix}$$

où  $u_1, u_2, w_1$  et  $w_3$  sont des réels strictement positifs. Alors il existe  $p \in \Delta$  tel que  $Up > 0$  si et seulement si  $w_1 > w_3$ .  $\diamond$

**PREUVE du lemme 3.3 :**

Condition nécessaire : supposons qu'il existe un vecteur  $p = (p_1, p_2, p_3)^t \in \Delta$  tel que  $Up > 0$ . En sommant sur les colonnes de ce système d'inégalités, il est immédiat que  $u_1 u_2 w_1 > u_1 u_2 w_3$ , c'est-à-dire  $w_1 > w_3$ .

Condition suffisante : supposons à présent que  $w_1 > w_3$ . Étant donné que la trace de la matrice  $U$  est nulle, le polynôme caractéristique de  $U$  est donnée par

$$P(U) = \det(U - xI) = x^3 + (u_1^2 + u_2^2 + w_1 w_3)x - \det(U),$$

En remplaçant  $x$  par le complexe  $x + iy$ , il est immédiat que cette équation admet

une solution réelle  $\lambda$  vérifiant  $P(\lambda) = 0$ . Mais comme de plus la dérivée

$$P'(x) = 3x^2 + u_1^2 + u_2^2 + w_1 w_3$$

est strictement positive pour tout  $x$ , et que par hypothèse

$$P(0) = \det(U) = u_1 u_2 (w_1 - w_3)$$

est strictement positif, alors la valeur propre réelle  $\lambda$  est strictement positive. Si  $V$  désigne un vecteur propre associé à  $\lambda$ , ses composantes  $v_1, v_2, v_3$  sont de même signe et toutes non nulles. En effet,

(i) si par exemple  $v_1 = 0$ , l'égalité  $UV = \lambda V$  entraînerait

$$u_1 v_2 = w_3 v_3, u_2 v_3 = \lambda v_3 \text{ et } u_2 v_2 + \lambda v_3 = 0,$$

c'est-à-dire  $u_2 = u_3 = 0$ ;

(ii) si par exemple  $v_1 > 0$  et  $v_2 < 0$ , la relation

$$w_1 v_1 - u_2 v_2 = \lambda v_3$$

entraînerait  $v_3 > 0$ , et comme  $u_1 v_2 = w_3 v_3$ , alors  $v_2 > 0$ , ce qui est contradictoire.

Le résultat escompté s'obtient donc en choisissant

$$p = \frac{1}{|v_1 + v_2 + v_3|} (|v_1|, |v_2|, |v_3|)^t.$$

□

Ainsi, pour cette dynamique, les fluctuations stochastiques de l'environnement n'ont aucune incidence sur la coexistence.

**Remarque 3.4.** *On peut établir le comportement asymptotique de la dynamique stochastique du réplicateur de 2 espèces en exploitant les résultats de Gihman et Skorohod (1972) et Skorokhod (1989). Par exemple, soit la dynamique stochastique*

du réplicateur restreinte à  $\mathbf{E}_2$  déterminée par l'e.d.s.

$$dX_t^1 = b_2(X_t^1) + a_2(X_t^1)d\widetilde{\mathcal{W}}_t, \quad X_0^1 = s \in ]0, 1[,$$

où les termes de dérive et de diffusion sont donnés par les formules (3.17) et (3.18) de la page 97. Fixons un réel  $y$  arbitraire dans l'intervalle  $]0, 1[$  et introduisons les quantités

$$\begin{aligned} I_1(s) &= \int_0^s \exp \left[ -2 \int_y^v \frac{b_2(u)}{a_2^2(u)} du \right] dv, \\ I_3(s) &= \int_s^1 \exp \left[ -2 \int_y^v \frac{b_2(u)}{a_2^2(u)} du \right] dv, \end{aligned}$$

et la fonction

$$\phi(v) = \frac{2}{a_2^2(v)} \exp \left[ 2 \int_y^v \frac{b_2(u)}{a_2^2(u)} du \right].$$

En se reportant à Gihman et Skorohod (1972; Thm.16.1, page 119), on peut déduire les principales caractéristiques de la dynamique asymptotique des propriétés des intégrales  $I_1$  et  $I_3$ . Par contre ce théorème s'applique à un processus unidimensionnel sur toute la droite réelle, alors que notre processus est confiné dans l'intervalle  $]0, 1[$ . Mais cette difficulté peut être aisément contournée en effectuant le changement de variable  $\widetilde{X}_t^1 = \ln(X_t^1 / (1 - X_t^1))$  déjà utilisé à la page 95. Par application de la formule d'Itô, le processus  $\widetilde{X}^1$ , défini sur la droite réelle, est alors solution de l'e.d.s.

$$d\widetilde{X}_t^1 = \widetilde{b}_2(X_t^1)dt + \widetilde{a}_2(X_t^1)d\widetilde{\mathcal{W}}_t$$

avec

$$\begin{aligned} \widetilde{b}_2(u) &= r_1 + (1 - u)c_1 - r_3 + uc_3 + \frac{\sigma_3^2}{2} - \frac{\sigma_1^2}{2} \\ \widetilde{a}_2(u) &= u(1 - u)(\sigma_1^2 + \sigma_3^2) \end{aligned}$$

Soient  $\widetilde{I}_1$  et  $\widetilde{I}_3$  les intégrales obtenues à partir des intégrales  $I_1$  et  $I_3$  en remplaçant resp. les fonctions  $a_2$  et  $b_2$  par les fonctions  $\widetilde{a}_2$  et  $\widetilde{b}_2$ . Finalement, un double changement des variables d'intégration montre qu'il existe un scalaire réel  $k$  tel que  $I_1 = k\widetilde{I}_1$  et  $I_3 = k\widetilde{I}_3$ .

Ainsi, le théorème 16.1 de Gihman et Skorohod (1972) permet de caractériser le comportement asymptotique du processus  $X^1$  par les propriétés des intégrales  $I_1$  et  $I_3$ . Plus précisément

(i) si  $I_1$  et  $I_3$  sont tous deux infinis, alors  $X_t^1$  oscille toujours, avec

$$\mathbb{P}\left(\liminf_{t \rightarrow \infty} X_t^1 = 0\right) = \mathbb{P}\left(\limsup_{t \rightarrow \infty} X_t^1 = 1\right) = 1.$$

De plus, en utilisant Skorokhod (1989; Thm.I.16, page 46), si  $\int_0^1 \phi(v)dv$  est fini, alors le système admet une unique mesure ergodique de densité  $\phi(v)/\int_0^1 \phi(v)dv = \tilde{\zeta}(v)$ , et la distribution de  $X_t^1$  converge vers cette mesure ergodique quand  $t$  tend vers  $\infty$ ;

(ii) si  $I_1$  et  $I_3$  sont tous deux finis, alors  $X_t^1$  converge vers 0 avec probabilité  $I_1/(I_1 + I_3)$  et vers 1 avec probabilité  $I_3/(I_1 + I_3)$ ;

(iii) si  $I_1$  est fini et  $I_3$  est infini, alors  $X_t^1$  converge presque sûrement vers 0;

(iv) si  $I_1$  est infini et  $I_3$  est fini, alors  $X_t^1$  converge presque sûrement vers 1.

En utilisant l'égalité (3.19), on obtient immédiatement que

$$I_1(s) = \int_0^s \exp\left[-\frac{2}{\sigma^2} \int_y^v \frac{r_1 - r_3 + (1-u)\sigma_3^2 - u\sigma_1^2 + (1-u)c_1 + uc_3}{u(1-u)} du\right] dv,$$

$$I_3(s) = \int_s^1 \exp\left[-\frac{2}{\sigma^2} \int_y^v \frac{r_1 - r_3 + (1-u)\sigma_3^2 - u\sigma_1^2 + (1-u)c_1 + uc_3}{u(1-u)} du\right] dv.$$

Pour évaluer ces intégrales, notons que la deuxième intégrale s'intègre exactement pour obtenir

$$-(r_1 - r_3 - \sigma_1^2 + c_3) \ln\left(\frac{1-v}{1-y}\right) - (r_3 - r_1 - \sigma_3^2 - c_1) \ln\left(\frac{v}{y}\right).$$

Ainsi

$$I_1(s) = \int_0^s \left(\frac{v}{y}\right)^{2(r_3 - r_1 - \sigma_3^2 - c_1)/\sigma^2} \left(\frac{1-v}{1-y}\right)^{2(r_1 - r_3 - \sigma_1^2 + c_3)/\sigma^2} dv, \quad (3.22)$$

$$I_3(s) = \int_s^1 \left(\frac{v}{y}\right)^{2(r_3 - r_1 - \sigma_3^2 - c_1)/\sigma^2} \left(\frac{1-v}{1-y}\right)^{2(r_1 - r_3 - \sigma_1^2 + c_3)/\sigma^2} dv. \quad (3.23)$$

*Mais*

$$I_1(s) < \infty \iff 2(r_3 - r_1 - \sigma_3^2 - c_1)/\sigma^2 > -1 \iff K_{31} - c_1 > 0.$$

*De façon similaire,*

$$I_3(s) < \infty \iff 2(r_1 - r_3 - \sigma_1^2 + c_3)/\sigma^2 > -1 \iff c_3 - K_{31} > 0.$$

*Ainsi les points (i), (ii), (iii) et (iv) précédents correspondent resp. aux cas génériques (i), (ii), (iii) et (iv) des pages 101 et 101.  $\diamond$*

## DISCUSSION ET PERSPECTIVES

Dans ce travail, nous nous sommes intéressés à la problématique de la coexistence dans des dynamiques de population en environnement aléatoire. Les fluctuations de l'environnement sont représentées dans le modèle itératif d'équations aux différences stochastiques par des variables aléatoires indépendantes, identiquement distribuées et indépendantes de l'état initial de la population. Dans le modèle de diffusion donné par un système d'équations différentielles stochastiques, ces fluctuations sont capturées par un mouvement brownien standard multidimensionnel. Les différentes populations considérées ne sont ni sujettes à des mutations, ni à des générations spontanées.

Étant donné une probabilité invariante portée par l'ensemble des états d'extinction, le taux d'invasion d'une espèce par rapport à cette probabilité invariante est la moyenne relativement à cette probabilité du taux de croissance espéré par individu de cette espèce, le taux de croissance espéré par individu étant l'espérance (sur les fluctuations de l'environnement) du taux de croissance par individu de cette espèce. Notre condition de persistance exige que pour toute mesure invariante de sous-communautés de la population, il existe une espèce dont le taux d'invasion par rapport à cette mesure soit strictement positive. Cette condition est équivalente à l'existence d'un vecteur du simplexe unité telle que la combinaison linéaire (convexe) pondérée par ce vecteur des taux d'invasion par rapport à toute mesure ergodique de sous-communauté soit strictement positive. Le taux d'invasion étant nul pour les espèces portées par la mesure invariante, la condition de persistante impose donc que l'une au moins des espèces manquantes ait un taux d'invasion strictement positif. Par exemple, lors des interactions entre deux espèces la condition de persistance se réduit à la *condition d'invasion mutuelle*

$$\lambda_1(e_2), \lambda_2(e_1) > 0.$$

Notre condition de persistance est l'analogue stochastique du critère déterministe de permanence de Hofbauer (1981), Schreiber (2000), Garay et Hofbauer (2003),

puisque en environnement déterministe le taux de croissance espéré n'est rien d'autre que le taux de croissance usuel. Il est à noter que contrairement à Benaïm et al. (2008), qui sont les premiers à énoncer un critère de permanence similaire, notre condition de persistance ne fait aucune hypothèse sur l'amplitude des fluctuations environnementales.

Lorsque la condition de persistance est vérifiée, notre résultat principal établit que la fraction de temps que la population passe proche l'ensemble des états d'extinction devient arbitrairement petite lorsque l'on se rapproche de plus en plus des états d'extinction. De plus lorsqu'il y a assez de *bruit* dans la dynamique (accessibilité dans le cas discret et non-dégénérescence dans le cas continu), la loi du vecteur des fréquences des différentes espèces converge en variation totale vers l'unique mesure invariante.

De l'application de ces résultats au modèle de loterie de deux espèces, il découle que notre condition de persistance recouvre le critère d'invasion de Chesson (1982) qui aborde la persistance au sens de la minoration stochastique. On retrouve par exemple que lorsque les différentes générations sont imbriquées (taux de mortalité très petit), les fluctuations de l'environnement (par l'effet de stockage) peuvent favoriser la coexistence des deux espèces.

Nous avons également constaté que

- (i) dans les systèmes de loterie de type  $p$ - $f$ - $c$ , les fluctuations de l'environnement par le biais des corrélations entre les taux reproductifs aléatoires peuvent tout aussi bien promouvoir que inhiber la persistance ;
- (ii) dans la dynamique stochastique du réplicateur de type  $p$ - $f$ - $c$ , les fluctuations de l'environnement n'ont aucun effet sur la persistance. Celle-ci est assurée lorsque le bénéfice  $c_1$  de l'espèce 1 excède le coût  $c_3$  de l'espèce 3 dans leurs interactions avec l'espèce 2 ;
- (iii) dans la dynamique du réplicateur non  $p$ - $f$ - $c$ , les fluctuations de l'environnement par le biais de la nature stochastique des taux de croissance de l'espèce 3 peuvent favoriser la persistance, tandis que les fluctuations stochastiques

---

dans les taux des autres espèces peuvent inhiber la persistance.

Pour les modèles d'équations aux différences stochastiques de Lotka-Volterra, nous avons montré que les fluctuations stochastiques dans les taux de mortalité n'ont aucune incidence sur la condition suffisante de permanence établie par Hofbauer et al. (1984 ; lemma 3.3.) pour les systèmes aux différences de Lotka-Volterra. De plus, nous avons montré que la vérification de la condition de persistance pouvait se résumer à la résolution d'un système d'équations linéaires.

Ce travail est une première porte ouverte sur une formalisation de la coexistence dans les environnements aléatoires qui intègrent un niveau quelconque de *bruit*. Il reste cependant de nombreuses questions à résoudre, notamment :

- (i) Conjecture : si la condition de persistance n'est pas vérifiée, *c.-à-d.* s'il existe une combinaison convexe négative des taux d'invasion, alors la coexistence n'a pas lieu. Ce résultat serait l'équivalent de la condition de non-permanence énoncée par Garay et Hofbauer (2003) ou Hofbauer et Schreiber (2004).
- (ii) Que dire sur la vitesse de convergence vers l'unique mesure invariante dans le cas des systèmes persistants ?
- (iii) les résultats établis demeurent-ils vrais lorsqu'on ne suppose plus que les variables  $\xi_n$  qui capturent les fluctuations stochastiques de l'environnement sont indépendantes et identiquement distribuées ?
- (iv) La condition de persistance demeure-t-elle valable dans les modèles où les conditions environnementales varient dans l'espace et le temps et que les gains dépendent de ces conditions ? Dans quelles mesures ces variations spatiales et temporelles gouvernent la persistance dans ces communautés ?



## BIBLIOGRAPHIE

- P.A. Abrams, R.D. Holt, and J.D. Roth. Apparent competition or apparent mutualism ? shared predation when populations cycle. *Ecology*, 79(1) :201–212, 1998.
- M. Benaïm, J. Hofbauer, and W. H. Sandholm. Robust permanence and impermanence for stochastic replicator dynamics. *J. Biol. Dyn.*, 2(2) :180–195, 2008.
- M. Benaïm et N. El Karoui. *Promenade Aléatoire. Chaînes de Markov et simulations ; martingales et stratégies*. Les éditions de l'école polytechniques, 2004.
- P. Billingsley. *Convergence of probability measures*. Wiley Series in Probability and Statistics : Probability and Statistics. John Wiley & Sons Inc., New York, second edition, 1999. ISBN 0-471-19745-9. A Wiley-Interscience Publication.
- O. N. Bjørnstad and B. T. Grenfell. Noisy clockwork : Time series analysis of population fluctuations in animals. *Science*, 293(5530) :638–643, 2001.
- G. Butler and P. Waltman. Persistence in dynamical systems. *Journal of differential equations*, 63(2) :255–263, june 1986.
- G. Butler, H. I. Freedmann, and P. Waltman. Uniformly persistence systems. *Proceedings of the american mathematical society*, 96(3), march 1986.
- P. L. Chesson. The stabilizing effect of a random environment. *Journal of Mathematical Biology*, 15(1) :1–36, septembre 1982.
- P. L. Chesson. Multispecies competition in variable environment. *Theoretical Population Biology*, 45(3) :227 – 276, 1994.
- P. L. Chesson and S. Ellner. Invasibility and stochastic boundedness in monotonic competition models. *J. Math. Biol.*, 27(2) :117–138, 1989.
- P. L. Chesson and J.J. Kuang. The interaction between predation and competition. *Nature*, 456(7219) :235–238, 2008.
- P. L. Chesson and R. R. Warner. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist*, 117(6) :923–943, 1981.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- J. H. Connell. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *science*, 199 : 1302–1310, 1978.
- M. Duflo. *Algorithmes stochastiques*, volume 23 of *Mathématiques & Applications (Berlin) [Mathematics & Applications]*. Springer-Verlag, Berlin, 1996.
- M. Duflo. *Random iterative models*, volume 34 of *Applications of Mathematics (New York)*. Springer-Verlag, Berlin, 1997. Translated from the 1990 French original by Stephen S. Wilson and revised by the author.
- R. Durrett. *Probability :Theory and Examples, Third Edition*. Thomson-Brooks/Cole, 2005.
- R. Durrett. *Stochastic calculus*. Probability and Stochastics Series. CRC Press, Boca Raton, FL, 1996. A practical introduction.
- S. Ellner. Asymptotic behavior of some stochastic difference equation population models. *Journal of Mathematical Biology*, 19(2) :169–200, Avril 1984.
- S. Ellner and A. Sasaki. Patterns of genetic polymorphism maintained by fluctuating selection with overlapping generations. *Theoretical Population Biology*, 50(1) : 31–65, 1996.
- S. N. Ethier and T. G. Kurtz. *Markov processes*. Wiley Series in Probability and Mathematical Statistics : Probability and Mathematical Statistics. John Wiley & Sons Inc., New York, 1986. ISBN 0-471-08186-8. Characterization and convergence.
- H. I. Freedman and P. Waltman. Persistence in a model of three competitive population. *Mathematical Bioscience*, 7(1) :89 – 101, 1985.
- H. I. Freedman and Paul Waltman. Persistence in a model of three interacting predator-prey populations. *Mathematical Biosciences*, 68(2) :213 – 231, 1984.
- D. Fudenberg and C. Harris. Evolutionary dynamics with aggregate shocks. *Journal of Economic Theory*, 57 :420–441, 1992.

- B. M. Garay and J. Hofbauer. Robust permanence for ecological differential equations, minimax, and discretizations. *SIAM J. Math. Anal.*, 34(5) :1007–1039 (electronic), 2003.
- T. C. Gard. Persistence in food chains with general interaction. *Mathematical Bioscience*, 5(1) :165 – 174, 1980.
- T. C. Gard. Top predator persistence in differential equation models of food chains : The effects of omnivory and external forcing of lower trophic levels. *Journal of Mathematical Biology*, 14 :285–299, 1982.
- T.C. Gard. Persistence in stochastic food web models. *Bulletin of Mathematical Biology*, 46(3) :357–370, 1984.
- Thomas C. Gard and Thomas Hallam. Persistence in food webs—i lotka-volterra food chains. *Bulletin of Mathematical Biology*, 41 :877–891, 1979.
- I. I. Gihman and A. V. Skorohod. *Stochastic Differential Equations*. Springer-Verlag, Berlin, 1972.
- I. I. Gihman and A. V. Skorohod. *Control Stochastic Processes*. Springer-Verlag, New York, 1979.
- J. H. Gillespie. Polymorphism in random environments. *Theoretical Population Biology*, 4(2) :193 –195, 1973.
- J. H. Gillespie and H. A. Guess. The effects of environmental autocorrelations on the progress of selection in a random environment. *The American Naturalist*, 112 :897–909, 1978.
- M. Gyllenberg, G. Högnäs, and T. Koski. Null recurrence in a stochastic Ricker model. In *Analysis, algebra, and computers in mathematical research (Luleå, 1992)*, volume 156 of *Lecture Notes in Pure and Appl. Math.*, pages 147–164. Dekker, New York, 1994.
- O. Hernández-Lerma and J. B. Lasserre. *Markov Chains and Invariant Probabilities*. Birkhäuser, 2003.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- J. A. Hobson and D. Kahn. Self -organization theory of dreaming. *Dreaming Journal*, 3(3), 1993.
- J. Hofbauer. A general cooperation theorem for hypercycles. *Monatshefte für Mathematik*, 91 :233–240, 1981.
- J. Hofbauer and L. A. Imhof. Time averages, recurrence and transience in the stochastic replicator dynamics. *Ann. Appl. Probab.*, 19(4) :1347–1368, 2009.
- J. Hofbauer and S. J. Schreiber. To persist or not to persist? *Nonlinearity*, 17 : 1393–1406, 2004.
- J. Hofbauer and S. J. Schreiber. Robust permanence for interacting structured populations. *J. Differential Equations*, 248(8) :1955–1971, 2010.
- J. Hofbauer and J. W.-H. So. Uniform persistence and repellers for maps. *Proceedings of the American Mathematical Society*, (4) :1137–1142, Dec. 1989.
- J. Hofbauer, V. Hutson, and W. Jansen. Coexistence for systems governed by difference equations of Lotka-Volterra type. *Journal of Mathematical Biology*, 25 : 553–570, 1984.
- R. D. Holt. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12(2) :197 – 229, 1977.
- R. D. Holt, J. Grover, and D. Tilman. Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *American Naturalist*, 144 : 741–771, 1994.
- G. E. Hutchinson. The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, 95(882) : 137–145, May - Jun. 1961.
- V. Hutson. A theorem on average liapunov functions. *Monatshefte für Mathematik*, 98 :267–275, 1984.
- V. Hutson. The stability under perturbations of repulsive sets. *Journal of Differential Equations*, 76(1) :77 – 90, 1988.

- V. Hutson and K. Schmitt. Permanence and the dynamics of biological systems. *Mathematical Biosciences*, 111(1) :1 – 71, 1992.
- V. A. A. Jansen and K. Sigmund. Shaken not stirred : On permanence in ecological communities. *Theoret Popul. Biol*, 54 :201, 1998.
- O. Kallenberg. *Foundations of Modern probability, Second edition*. Springer, 2002.
- I. Karatzas and S. E. Shreve. *Brownian motion and stochastic calculus*, volume 113 of *Graduate Texts in Mathematics*. Springer-Verlag, New York, second edition, 1991.
- C. K. Kelly and M. G. Bowler. Coexistence and relative abundance in forest trees. *Nature*, 417, 2002.
- M. Kimura. Diffusion models in population genetics. *J. Appl. Probability*, 1 :177–232, 1964.
- M. Krein and D. Milman. On extreme points of regular convex sets. *Studia Math.*, 9 :133–138, 1940.
- D. Lépingle. Sur le comportement asymptotique des martingales locales. *Séminaire de probabilités (Strasbourg)*, tome 12 :148–161, 1978.
- Alfred J. Lotka. *Elements of Physical Biology*. William and Wilkins, Baltimore, 1925.
- R. M. May. Stability in randomly fluctuating versus deterministic environments. *The American Naturalist*, 107(957) :621–650, Sep. - Oct. 1973.
- R. M. May. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, 2nd ed edition, 1974a.
- R. M. May. Ecosystem patterns in randomly fluctuating environments. *Progress in Theoretical Biology*, pages 1–50 in Rosen, R. and Snell, F. (Eds), 1974b.
- R. M. May. On the theory of niche overlap. *Theoretical Population Biology*, 5(3) : 297 – 332, 1974c.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- R. M. May et W. J. Leonard. Nonlinear aspects of competition between three species. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 29(2) :243–253, 1975.
- J. Neveu. *Bases mathématiques du calcul des probabilités*. Masson et Cie, Éditeurs, Paris, 1964.
- B. Øksendal. *Stochastic Differential Equations, An introduction with applications, Fifth edition*. Springer, 1998.
- C. E. Pake and D. L. Venable. Is coexistence of sonoran desert annuals mediated by temporal variability reproductive success. *Ecology*, 76(1) :246–261, 1995.
- D. Pierre-Loti-Viaud and F. Portal. Large deviations for random perturbations of discrete time dynamical systems. *Bulletin des Sciences Mathématiques, 2ième série*, 117, pages 33–355, 1993.
- D. Revuz. *Markov Chains, revised edition*. North-Holland, 1984.
- D. Revuz and M. Yor. *Continuous Martingales and Brownian Motion, third edition*. Springer-Verlag, 1998.
- L. C. G. Rogers and D. Williams. *Diffusions, Markov processes and martingales, Volume 1 : Foundations, second edition*. Cambridge Mathematical Library, Cambridge University Press, 2000a.
- L. C. G. Rogers and D. Williams. *Diffusions, Markov processes and martingales, Volume 2 : Itô Calculus, second edition*. Cambridge Mathematical Library, Cambridge University Press, 2000b.
- P. F. Sale. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *The American Naturalist*, 111(978) :337, 1977.
- Peter F. Sale. Coexistence of coral reef fishes - a lottery for living space. *Environ. Biol. Fishes*, 3 :85–102, 1978.
- S. J. Schreiber. Criteria for robust permanence. *Journal of Differential Equations*, 162(2) :400 – 426, 2000.

- S. J. Schreiber. Persistence despite perturbations for interacting populations. *Journal of Theoretical Biology*, 242(4) :844 – 852, 2006.
- S. J. Schreiber. On persistence and extinction for randomly perturbed dynamical systems. *Discrete Contin. Dyn. Syst. Ser. B*, 7(2) :457–463 (electronic), 2007.
- P. Schuster, K. Sigmund, and R. Wolff. Dynamical systems under constant organization. III. cooperative and competitive behavior of hypercycles. *Journal of Differential Equations*, 32(3) :357 – 368, 1979.
- Peter Schuster and Karl Sigmund. Replicator dynamics. *J. Theoret. Biol.*, 100(3) : 533–538, 1983.
- F. M. Scudo and J. R. Ziegler, editors. *The golden age of theoretical ecology, 1923–1940*, volume 22 of *Lecture Notes in Biomathematics*. Springer-Verlag, Berlin, 1978. A collection of works by V. Volterra, V. A. Kostitzin, A. J. Lotka and A. N. Kolmogoroff.
- S. Simons. *Minimax and Monotonocity, Lectures notes in mathematics 1693*. Springer-Verlag, 1998.
- A. V. Skorokhod. *Asymptotic methods in the theory of stochastic differential equations*, volume 78 of *Translations of Mathematical Monographs*. American Mathematical Society, Providence, RI, 1989. Translated from the Russian by H. H. McFaden.
- M. Slatkin. The dynamics of a population in a markovian environment. *Ecology*, 59(2) :249–256, 1978.
- P. D. Taylor and L. B. Jonker. Evolutionarily stable strategies and game dynamics. *Math. Biosci.*, 40(1-2) :145–156, 1978.
- D. Tilman. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75(1) :2–16, Jan. 1994.
- M. Turelli. Random environments and stochastic calculus. *Theoretical Population Biology*, 12(2) :140 – 178, 1977.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- M. Turelli. Niche overlap and invasion of competitors in random environments I . models without demographic stochasticity. *Theoretical Population Biology*, 20 (1) :1 – 56, 1981.
- V. Volterra. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie d'animali conviventi. 1926.
- V. Volterra. *Leçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la Vie*. Gauthier-Villars, Paris, 1931.
- P. Walters. *An Introduction to Ergodic Theory*. Springer-Verlag, 1981.

# Index

- accessible
  - ensemble, 53
- $\eta$ -bord, 43
- condition initiale, *voir* loi initiale
- convergence
  - en variation totale, 10
  - ensembliste, 9
  - faible, 12
- décalage
  - application de, 29
  - fonction de, 24
- équation
  - aux différences stochastiques, 33
  - différentielle stochastique, 25
- espace tangent, 59
- Feller, 34
- filtration, 14
  - naturelle, 14
- fonction harmonique, 28
- générateur infinitésimal, 23
- Itô
  - formule de, 26
  - processus de, 26
- Kolmogorov
  - égalité de Chapman-, 21
  - fonction de type, 59
  - tribu de, 13
- loi
  - finie dimensionnelles, 18
  - unidimensionnelle, 22
- loi initiale, 14
- Markov
  - chaîne de, 16
    - canonique, 18
    - irréductible, 50
  - processus de, 21
  - propriété de, 16
- martingale, 14
  - sous-, 15
  - sur-, 15
- matrice de covariation, 26
- matrice de diffusion, 25
- mesure
  - empirique d'occupation, 42
  - trajectorielle d'occupation, 42
- mouvement brownien, 24
- non-dégénérée
  - e.d.s.* , 66

## INDEX

---

- norme sup, 9
- opérateur
  - de diffusion, 27
  - de transition, 16
- persistance
  - condition de, 44
- $\delta$ -perturbation, 55, 68
- point extrême, 46
- portée
  - par un mesurable, 36
  - par une espèce, 36
- probabilité
  - ergodique, 28
  - invariante, 27
- processus
  - adapté, 14
  - de diffusion, 26
  - prévisible, 14
  - stationnaire, 13
  - stochastique, 13
- produit d'Hadamard, 33
- semi-groupe, 22
- storage effect, 80
- supportée
  - par une mesure, 36
- taux
  - d'invasion, 35
  - de croissance espéré, 34
- théorème du portemanteau, 47
- topologie
  - faible, 12
  - faible\*, 12
  - trajectoire, 13
  - transition
    - probabilité de, 16
    - fonction de, 16, 21
    - noyau de, 16
  - variable aléatoire, 13
  - variation quadratique, 15, 39, 61
  - variation totale, 9
  - vecteur de dérive, 25