

---

Spécialité : Mathématiques

---

Processus de branchement,  
chaînes de Markov et environnement aléatoire  
pour des dynamiques de populations

---

Document de synthèse présenté pour l'obtention d'une

**Habilitation à Diriger des Recherches**

par

**Vincent BANSAYE**

École Polytechnique

Centre de Mathématiques Appliquées

le 29 novembre 2013

**Rapporteurs**

Götz KERSTING	Universität Frankfurt
Jean-François LE GALL	Université Paris-Sud
Zhan SHI	Université Pierre et Marie Curie

**Examineurs**

Jean BERTOIN	Universität Zürich
Christophe GIRAUD	Université Paris-Sud
Amaury LAMBERT	Université Pierre et Marie Curie
Sylvie MÉLÉARD	École Polytechnique

---



# Table des matières

<b>1</b>	<b>Introduction, modélisation et présentation des résultats</b>	<b>7</b>
1.1	Transmission dans la division cellulaire et chaîne de Markov branchante.	8
1.2	Dynamique de population dans un environnement aléatoire . . . . .	18
1.3	Déplacements, reproductions et interactions d'espèces . . . . .	31
1.4	Synthèse des travaux et perspectives . . . . .	38
1.5	Summary of the Introduction in english and bibliography . . . . .	41
<b>2</b>	<b>Rare events and branching processes in random environment</b>	<b>47</b>
2.1	Survival in the subcritical regime and quasistationary distribution . . .	48
2.2	Small positive values and most recent common ancestor . . . . .	53
2.3	Large deviations and trajectorial description . . . . .	56
<b>3</b>	<b>Non-homogeneous Continuous State Branching Processes.</b>	<b>61</b>
3.1	Scaling limits of non-homogeneous Galton-Watson processes . . . . .	62
3.2	Continuous State Branching Processes with catastrophes . . . . .	65
3.3	To the construction and study of CSBP in random environment . . . . .	69
<b>4</b>	<b>Markov processes along genealogies</b>	<b>71</b>
4.1	Branching genealogies in continuous time . . . . .	71
4.2	Discrete genealogies and non-homogeneous Markov chains . . . . .	77
<b>5</b>	<b>Branching Markov chains and sampling</b>	<b>83</b>
5.1	Growth rate of the population . . . . .	85
5.2	Law of large numbers and typical genealogy . . . . .	88
5.3	Large deviations, local densities and extremal individuals . . . . .	93
<b>6</b>	<b>Some Markov processes with interactions or memory</b>	<b>97</b>
6.1	Competition, coming down from infinity and fluctuating environment . .	97
6.2	Biased correlated random walks . . . . .	100
6.3	Particle systems and branching processes with aging . . . . .	103



# Remerciements

Malgré quelques passages douloureux, l'écriture de ce manuscrit a été une bonne occasion de prendre du recul sur ces dernières années. Le passage des remerciements peut sembler obligé. Mais si j'ai plaisir à aller travailler chaque jour, à découvrir des problèmes, des théories et si aujourd'hui je peux expliquer (à mes parents ou des amis en particulier) que "oui, il y a (encore) quelque chose après la thèse", il convient de remercier sincèrement certaines personnes qui y sont pour beaucoup dans ce petit bonheur de tous les jours ou qui me permettent de soutenir mon habilitation aujourd'hui.

En ce qui concerne ce manuscrit et la soutenance plus particulièrement, mes remerciements vont tout d'abord aux trois rapporteurs, c'est à dire à Götz Kersting, Jean-François Le Gall et Zhan Shi. Pour avoir une petite idée du temps que cela demande, au milieu de mille autres choses, je suis conscient de la chance dont je bénéficie. Je souhaite aussi remercier les membres du jury qui ont jonglé avec leur emploi du temps pour être ici aujourd'hui. C'est un honneur et un plaisir de les avoir réunis aujourd'hui à l'occasion de la soutenance.

Les quatre (et quelques) années passées jusqu'ici à l'Ecole Polytechnique ont été incroyablement stimulantes, riches et joyeuses. La bonne ambiance qui règne en général au sein du labo, la diversité des mathématiques qu'on peut y côtoyer y sont pour quelque chose ; tout comme les trois personnes avec qui j'ai partagé mon bureau, à savoir Christophe, Stéphane et Lucas, ou Carl qui dira peut être que d'une certaine façon, un peu forcé, il a parfois partagé le même bureau. Mais force est d'admettre que le bonheur trouvé à l'X ces dernières années a sûrement été l'oeuvre des femmes. Sylvie Méléard y est pour beaucoup dans ma venue à l'Ecole Polytechnique et dans le développement au sein de notre équipe des interactions avec la biologie/les biologistes. Le quotidien a été tout sauf monotone, grâce à son dynamisme et son énergie. Au bout d'un an, Amandine Véber est arrivée au labo et a été une super compagne de jeu, des petites classes à l'organisation du groupe de travail, le tout avec une impressionnante tolérance à un humour... pas toujours très subtil. L'équipe administrative du département et du labo est incroyable et a fortement contribué au bon déroulement de toutes les activités, avec une pensée particulière pour Nasséra Naar, qui a assuré (entre autre) la gestion de la chaire Marjoulet. J'aimerais également saluer Anne Bernard, responsable du programme d'ouverture sociale à l'Ecole Polytechnique jusqu'à cette année. Travailler avec elle a été un régal.

Le travail présenté ici se concentre sur les travaux effectués après mon doctorat. Il est d'abord le fruit de nombreux échanges, interactions et collaborations, qui rendent ce métier si stimulant et humain. J'en profite pour saluer les coauteurs avec qui j'ai eu plaisir à travailler, les biologistes ou mathématiciens qui ont pris le temps de m'expliquer les choses, tandis que les racines même de ces travaux doivent beaucoup à mes deux anciens directeurs de thèses, Jean Bertoin et Amaury Lambert. Merci à Christian Boeinghoff

et plus généralement à l'université Goethe à Francfort pour leur hospitalité durant mes visites régulières. Merci encore à Sylvain Billiard et Charline Smadi pour m'avoir aidé à relire le manuscrit, malgré mon retard patent ; et à Jean-René Chazottes pour tout ce que l'on peut partager.

Je pense également aux bénévoles de l'association Paestel, en particulier à ceux qui ont partagé l'aventure de la colonie Mat'les vacances ces trois dernières années, ainsi qu'un idéal commun je crois.

Un bisou à Florence, qui a pris le bon et le mauvais, celle qui donne du sens au reste. Bébé, tu es encore dans son ventre, mais si tu lis cela un jour, bien sûr je pense aussi à toi (je te signale qu'on a un peu prévu la date de la soutenance pour toi déjà).

# Chapitre 1

## Introduction, modélisation et présentation des résultats

Nous présentons dans ce chapitre les problématiques de biologie ou d'écologie qui ont motivé et influencé les travaux mathématiques qui seront résumés dans les sections suivantes, ainsi qu'un aperçu des résultats et des techniques.

Nous expliquerons ainsi rapidement ici la modélisation qui nous a conduit à étudier mathématiquement certains processus. Nous essaierons de justifier l'intérêt de ces derniers et le sens des hypothèses simplificatrices qui sont faites. Nous essaierons aussi de situer ces travaux dans la littérature scientifique (surtout mathématique) et nous présenterons un certain nombre des résultats auxquels nous pouvons aboutir. Les principaux résultats mathématiques sont présentés dans les sections suivantes, rassemblés cette fois par classe d'objets, avec une plus grande généralité.

Ce chapitre est aussi sera l'occasion d'introduire les processus classiques que nous utiliserons : processus de Galton-Watson, processus de branchement en environnement aléatoire, processus de branchement à espace continu (CSBP) et marches aléatoires ou chaînes de Markov branchantes. Les chapitres 2 à 5 se concentrent sur les travaux mathématiques effectués après ma thèse, le chapitre 6 aborde des problématiques étudiées très récemment et des travaux en cours.

Pour commencer, citons quelques questions qui ont beaucoup guidé les travaux présentés ici. Elles ont parfois des liens sur un plan mathématique, ce que l'on verra bientôt.

- ♡ Lorsqu'un parasite se multiplie dans une cellule qui se divise, qui gagne ? Autrement dit, comment le parasite se propage au sein de la population de cellules en temps long ?  
Quel est le rôle de la loi de répartition des parasites dans les deux cellules filles, comment prendre en compte leur effet sur la division cellulaire ?
- ♡ Comment les fluctuations de l'environnement jouent sur la survie d'une population ?  
Lorsqu'un événement rare est observé, doit-on l'attribuer à un comportement démographique exceptionnel de la population ou à un environnement exceptionnel ?
- ♡ Comment les connections entre les habitats influencent la probabilité ou la possibilité même de survie d'une population ?

- ♡ Comment déduire des informations sur le comportement d'un animal à partir du relevé GPS de sa trajectoire ?
- ♡ Comment les interactions et les limitations de ressources en particulier perturbent ces dynamiques de population ?  
Si on récolte les observations d'une espèce faites dans une zone, sans savoir si les animaux observés sont bien différents, quel type d'estimation d'abondance peut-on proposer ?

La modélisation de ces problématiques et la formulation des questions ont largement profité des échanges avec les biologistes. En particulier, Grégory Paul nous a beaucoup aidé dans la compréhension des enjeux de la modélisation de la division de la cellule ; les discussions avec Thomas Tully nous ont particulièrement apporté dans la perception des problématiques liées aux variations de l'environnement et à leurs effets sur les dynamiques de population ; Clément Calenge nous a beaucoup guidé dans la façon d'appréhender la modélisation des déplacements des animaux et l'analyse des relevés GPS de leur trajectoire pour les ongulés en particulier. . . Je souhaite mentionner aussi Sylvain Billiard, Emmanuelle Porcher, Hélène Morlon, Simon Benhamou, Philippe Aubry, Silvia Demonte, pour des échanges souvent informels mais constructifs, et pour les diverses références qu'ils ont pu nous suggérer.

## 1.1 Transmission dans la division cellulaire et chaîne de Markov branchante.

Nous nous intéressons ici à la dynamique d'une cellule qui se divise et à la façon dont son patrimoine va être transmis au cours des générations. La division d'une cellule est binaire (deux cellules filles), sauf si la cellule meurt. Commençons par le cadre simple où le temps est discret et chaque cellule se divise en deux à chaque génération. Des modèles de divisions asynchrones, ceux intégrant une limitation des ressources ou la variabilité en temps du milieu seront appréhendés dans un second temps.

### Division binaire synchrone et symétrique des cellules.

La généalogie de la population de cellules est alors très simple. Les générations sont indexées par  $n \in \mathbb{N}$ , l'arbre des cellules est l'arbre binaire  $\cup_{n \in \mathbb{N}} \{0, 1\}^n$  et le nombre de cellules à la génération  $n$  vaut  $2^n$ . Une telle croissance exponentielle de la population de cellules est possible tant que les ressources le permettent. Par exemple pour les premiers stades de développement d'un organisme, d'une bactérie ou d'un cancer, voir e.g. [DM09]. Nous verrons ensuite comment relâcher cette hypothèse.

Certains éléments de la cellule sont dupliqués et transmis à l'identique au moment de la division. On pense en particulier à l'ADN, hors des grandes échelles de temps faisant apparaître des mutations. Mais la plupart des éléments (protéines, mitochondries, parasites . . .) ou caractéristiques de la cellule vont suivre une dynamique plus aléatoire. En particulier, la croissance du nombre d'éléments de la cellule et la répartition dans les deux cellules filles va pouvoir fluctuer.

Dans une cellule, lorsque un élément "fait son travail" ou que sa dynamique est régulée, par exemple en marquant les éléments qui ont été répliqués, la croissance de cet élément



dans la cellule est maîtrisée. Ces éléments peuvent alors remplir leurs fonctions et être transmis aux deux cellules filles. C'est heureusement le cas en général, comme par exemple pour les mitochondries qui fabriquent de l'énergie, l'ADN extrachromosomal qui peut jouer le rôle de messenger, les protéines qui remplissent toutes sortes de fonctions, les plasmides qui ne sont pas indispensables à la survie de la cellule et ont une répllication autonome... Une modélisation individu centrée possible pour cette population de la cellule est un processus de branchement où chaque élément se duplique (deux descendants) avec une grande probabilité avant la division, ne se duplique pas (un descendant), voire peut mourir (pas de descendants). Pour mesurer des populations nombreuses, nous pouvons regarder des concentrations. Les quantités considérées seront alors à valeur dans un espace continu. Dans le cas d'une croissance régulée, la taille de la population au cours du temps pourra être approchée par une fonction linéaire.

Cependant, lorsque l'élément dans la cellule ne fait plus le travail que la cellule attend comme pour les mitochondries mutantes et les plasmides virulents, lorsque sa régulation par la cellule ne fonctionne plus, ou lorsqu'il s'agit d'un parasite ou virus ayant comme objectif de se multiplier, sa croissance peut être plus forte. Dans la veine de ce qu'a fait Kimmel [K97] pour des plasmides virulents, nous modélisons dans [19] la dynamique d'une population de parasites par un processus de branchement surcritique. A nouveau, ces dynamiques multiplicatives peuvent être pertinentes tant que les limites des ressources ne sont pas atteintes. Hormis les premiers stades de division de la cellule, cela semble le cas dans les régimes où la division permet la régulation de la concentration dans chaque cellule. Cela arrive quand la cellule se divise assez vite. Nous obtenons ainsi un modèle a priori simple, dont le comportement est déjà subtil. Il pourra être complexifié en utilisant par exemple des temps d'arrêts pour tuer les cellules non viables ou en considérant une croissance logistique des populations.

Plus généralement, nous voulons modéliser mathématiquement une quantité qui fluctue dans la cellule et la façon dont elle est transmise aux deux cellules. Cette quantité peut correspondre à un trait de la cellule comme sa taille [DHKR12], son âge et son taux de croissance [SMGT05, G07] ou son niveau de dommages [ES07]. Ces différents traits sont d'ailleurs liés entre eux et ce de façon encore peu connue, motivant également les travaux présentés ici. La modélisation stochastique nous amène ainsi à considérer des chaînes de Markov indexées par des arbres binaires pour des modèles individus centrés [19, 17], ou des limites diffusives lorsque le nombre d'éléments contenus dans la cellule est grand [14], ou encore des limites superprocessus si le nombre de cellules initiales est lui-même grand, voir [ES07]. On trouvera aussi une large bibliographie sur des analogues déterministes de ces modèles structurés en EDP, en particulier des modèles de "croissance-fragmentation" ou "équation structurées de division cellulaire" [P07]. Ils peuvent être utiles notamment pour comprendre le comportement moyen du processus, via le théorème de Krein-Rutman. Nous aurons besoin néanmoins d'aller au-delà des hypothèses de compacité ou stricte positivité qu'il requiert, ou envie d'obtenir des résultats pour des modèles non-homogènes en temps.

Dans le cas purement symétrique, chaque cellule fille hérite d'une quantité indépendante et identiquement distribuée de la cellule mère. Plus précisément, si la mère a le trait  $x$ , les cellules filles ont pour traits  $y, z$  dont la distribution est donnée par

$$\mathbf{P}(x, dydz) = P(x, dy)P(x, dz).$$

Les théorèmes limites sur le comportement en temps long de la proportion de cellules avec un trait donné sont alors assez simples. Ils sont donnés directement par le comportement

en temps long de la chaîne de Markov dans une lignée, c'est-à-dire à la chaîne de Markov  $Y$  de noyau de transition  $P$ . Les premiers résultats dans cette veine remontent à Biggins [B79] pour le cas particulier des marches aléatoires branchantes, i.e.  $P(x, dy) = \mathbb{P}(X + x \in dy)$ . Ensuite Athreya et Kang [AK98a, AK98b] ont donné des théorèmes limites dans le cas où  $Y$  est une chaîne de Markov récurrente positive. Notons  $N_n(A)$  le nombre de cellules à la génération  $n$  dont le trait appartient à  $A$ . Un calcul immédiat assure que

$$\mathbb{E}(N_n(A)) = 2^n \mathbb{P}(Y_n \in A). \quad (1.1)$$

Si  $Y$  est ergodique, c'est à dire que son comportement en temps long ne dépend pas de sa valeur initiale, et que  $Y$  converge en distribution vers  $\mu$ , on montre ensuite sous des conditions générales que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} N_n(A)/2^n = \mu(A)$$

en probabilité. La convergence a lieu presque sûrement quand l'ergodicité est uniforme en la valeur initiale dans le théorème 2 de Athreya et Kang [AK98b], quand la convergence en distribution de  $Y_n$  est assez rapide et nous renvoyons en particulier au Théorème 14 dans [G07], ou encore si  $Y_n$  converge lui-même p.s [HR13]. Nous pouvons par exemple appliquer ces résultats quand la croissance du contenu de la cellule est linéaire, à un terme de fluctuations près, et le partage ce contenu est égal entre les deux cellules filles. Dans les cas symétriques considérés pour l'instant, l'extension des résultats au cas d'un arbre de cellule suivant un processus de Galton-Watson ne pose pas de difficultés, voir [AK98a, AK98b]. Nous allons étendre les résultats à des modèles plus complexes.

### Division binaire synchrone asymétrique.

La répartition des éléments de la cellule dans les deux cellules filles est en général un peu aléatoire. Une asymétrie assez forte entre les deux cellules filles peut même être observée, par exemple chez la levure ou la bactérie *E-Coli*. Cela a été le cas dans des expériences menées au laboratoire TaMaRa à l'hôpital Necker. Un parasite nommé bactériophage M13 a été marqué au fluor, permettant de mesurer l'asymétrie lors de la répartition dans les deux cellules filles chez *E. Coli*. Visiblement, nous ne connaissons pas bien les raisons qui pourraient pousser à cette asymétrie. Est-elle due aux agglutinations de ces éléments ? A la capacité de la cellule à favoriser l'asymétrie ? A la disposition même des supports auxquels ces éléments peuvent être accrochés, par exemple pour l'ADN extrachromosomal ?

Une asymétrie a également été observée pour la répartition de l'ADN extrachromosomal [SG97] ou pour les mitochondries. C'est particulièrement visible pour la levure qui fabrique une petite cellule fille à partir de la cellule mère, cette dernière héritant donc a priori de moins de la moitié du contenu cytoplasmique. De manière analogue, dans les questions d'âge cellulaire, une cellule fabrique de la membrane neuve et possède encore de la membrane âgée. Une asymétrie assez forte est observée dans la transmission de cette membrane aux deux cellules filles, voir par exemple [SMGT05], toujours chez *E-Coli*. Nous ne savons pas encore bien non plus ce qui cause le vieillissement des cellules et les fait mourir, ce qui fait partie des enjeux d'une modélisation mathématique. En tous cas, le vieillissement est lié au nombre de division que la cellule peut faire et au taux de croissance de la cellule.

Enfin, comme motivation à la prise en compte de l'asymétrie dans la division, citons les problématiques en embryologie où les cellules vont se différencier pour donner naissance

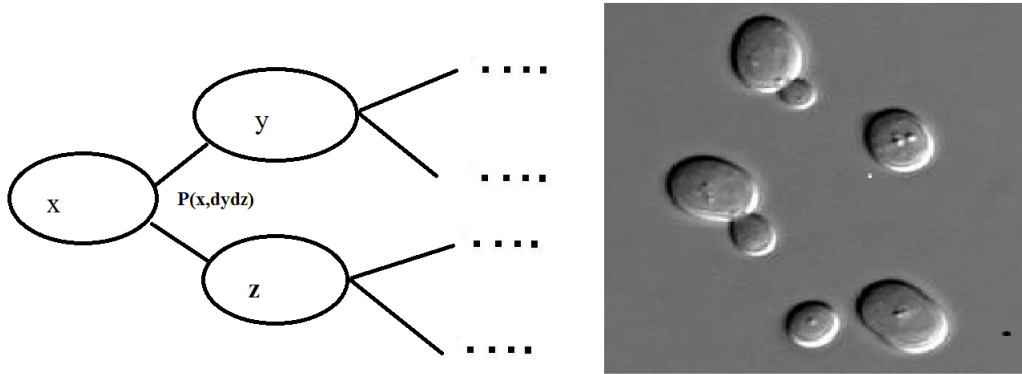


FIGURE 1.1 – Division asymétrique chez la levure

à un organisme complexe à partir d'une seule cellule.

Prendre en compte cette asymétrie amène à généraliser le modèle précédent au cas où  $P_1(x, dy) = \mathbf{P}(x, dy\mathcal{X})$  et  $P_2(x, dz) = \mathbf{P}(x, \mathcal{X}dz)$  ne sont pas identiques. De plus, l'état des deux cellules filles est corrélé, même conditionnellement à l'état de la cellule mère, ce qui fait que  $P$  n'a pas de raison de s'écrire non plus comme produit direct de deux noyaux. Guyon [G07] a considéré ces questions de branchement asymétrique dépendant sur un arbre binaire. L'approche est sensiblement la même que celle décrite juste au-dessus. En fait, mathématiquement, il suffit de symétriser le modèle, c'est-à-dire de considérer une chaîne de Markov  $Y_n$  dont le noyau de transition est donné par

$$P(x, dy) = \frac{1}{2} (P_1(x, dy) + P_2(x, dy)).$$

Comme précédemment, l'ergodicité permet d'obtenir la convergence des proportions. Guyon affine la classe des fonctionnelles qu'il peut faire converger et donne une idée des fluctuations des proportions via des théorèmes centraux limites de martingales. Notons que son approche mathématique diffère de celle de [AK98a], Guyon ayant recours au calcul  $L^2$ , plutôt qu'à une décomposition directe de la population utilisant la propriété de branchement. Les deux approches seront utilisées dans l'extension des résultats à des modèles où le nombre de cellules filles dépend de l'environnement ou de l'état de la cellule dans les chapitres 4 et 5.

L'application aux problèmes statistiques pour l'âge cellulaire conduit à l'utilisation de processus autorégressifs pour la dynamique  $Y$  dans une lignée. On parle alors de *Bifurcating Auto Regressive processes* (BAR). L'estimation des paramètres de ces processus a été développée grâce à Guyon [G07] et à des techniques de martingales par Bercu, Desaporta, Gégout-Petit, Marsalle puis Blandin, citons [BDG09, DGM11, B12, BB12]. Récemment, les questions de déviations modérées dans ces théorèmes limites ont été considérées par Bitseki Panda et ses coauteurs dans le cas BAR [BD12] ou des cas plus généraux [BDA12, B13].

#### *Modèle de division cellulaire avec infection.*

Dans [19], nous modélisons l'infection d'une cellule en division par un parasite en supposant une multiplication aléatoire du parasite suivant un processus de branchement.

L'ergodicité pour une lignée  $Y_n$  ne tient plus, ces processus tendant vers l'infini ou s'éteignant p.s. Quand ce processus s'éteint p.s., nous sommes amenés à travailler sur un sous-arbre aléatoire de cellules infectées qui est difficilement caractérisable. Pour ces raisons principalement, décrire le modèle en temps long n'est pas traitable directement avec les techniques mentionnées ci-dessus.

Nous avons modélisé la répartition des parasites de façon à prendre en compte l'asymétrie possible tout en gardant la propriété de branchement dans une lignée. Le processus  $Y_n$  dans une lignée sera alors un processus de branchement en environnement aléatoire, l'environnement étant héritée de l'asymétrie.

Pour donner un exemple, fixons un paramètre  $p \in (0, 1)$ . Au moment de la division de la cellule, chaque parasite de la cellule mère est envoyé dans la première cellule avec probabilité  $p$ , sinon il va dans la deuxième cellule. On peut étendre cet exemple de répartition binomiale au cas où le paramètre  $p$  est tiré de façon aléatoire pour chaque cellule, suivant la même loi et indépendamment.

Pour rendre compte de la propagation de l'infection, nous nous sommes d'abord intéressés au nombre de cellules infectées au bout de  $n$  générations, en partant d'une seule cellule infectée. Différents régimes apparaissent, hérités du comportement du processus de branchement en environnement aléatoire  $Y$ , qui est observé dans une lignée cellulaire. On peut ainsi montrer que le nombre de cellules infectées devient p.s. négligeable devant le nombre de cellules totales à la génération  $n$  si et seulement si

$$\log m + \mathbb{E}(\log P) \leq 0$$

où  $m$  est le nombre moyen d'enfants par parasite et  $P$  le coefficient binomial de répartition des parasites, dont la loi est symétrisée par rapport à  $1/2$ . On parle alors de *guérison*, elle correspond au régime sous-critique ou critique de  $Y$ . Mais le nombre de cellules infectées peut avoir différents comportements asymptotiques dans une guérison et quatre sous-régimes apparaissent. On peut tracer ces régimes assez facilement quand  $P = p$  est déterministe. En notant  $m$  le nombre moyen de parasites engendrés par chaque parasite,  $mp$  et  $m(1-p)$  sont les nombres moyens hérités par chaque cellule fille. Dans le régime surcritique en rouge, le nombre de cellules infectées est de l'ordre du

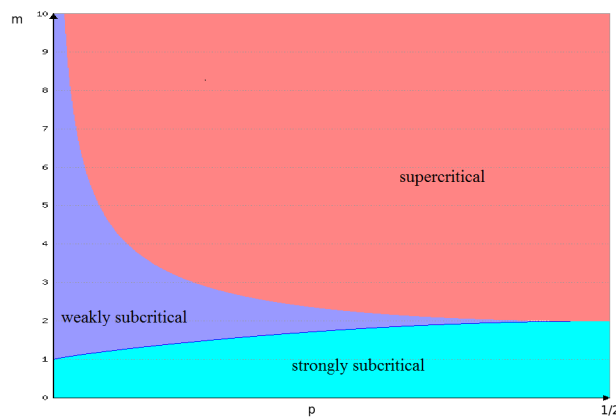


FIGURE 1.2 – Régimes d'infection dans le modèle de Kimmel

nombre total de cellules, il n'y a pas guérison et le nombre de parasites dans les cellules

infectées devient même grand. Dans le régime fortement sous-critique en bleu ciel, le nombre de cellules infectées est de l'ordre du nombre de parasites. Dans le régime sous-critique faible en bleu foncé, il est négligeable devant le nombre de cellules infectées et nous verrons comment le quantifier. Notons, que lorsque l'on diminue l'asymétrie de la répartition des parasites, le nombre de cellules infectées varie continûment jusqu'à atteindre le régime sous-critique fort ou surcritique où un effet plateau est observé.

Les résultats obtenus dans le régime sous-critique fort (domaine bleu ciel) reposent sur une propriété de séparation des descendances : deux parasites d'une même cellule auront des descendants qui ne se retrouveront pas dans les mêmes cellules [19]. Dans le chapitre 5.3, nous décrirons des techniques de contrôle d'une sous-population de cellules, moins fines mais plus générales, permettant d'obtenir des résultats sur le domaine faible. Lorsque l'on s'intéresse au nombre de cellules avec un nombre donné (non nul) de parasites, de nouveaux régimes apparaissent, liés au comportement des processus de branchement en environnement aléatoire surcritique, voir le chapitre 2.2.

Nous avons ensuite développé un modèle prenant en compte l'arrivée de nouveaux parasites dans les cellules, venant du milieu dans lequel celle-ci évolue [17]. Cette contamination est elle-même aléatoire. Elle peut dépendre du fait que la cellule est déjà infectée ou non, voire plus généralement du niveau d'infection de la cellule. Le problème de contamination entre deux cellules (contamination horizontale) pose des difficultés autres liées aux interactions et reste à explorer. Une extension de ce modèle a été pro-

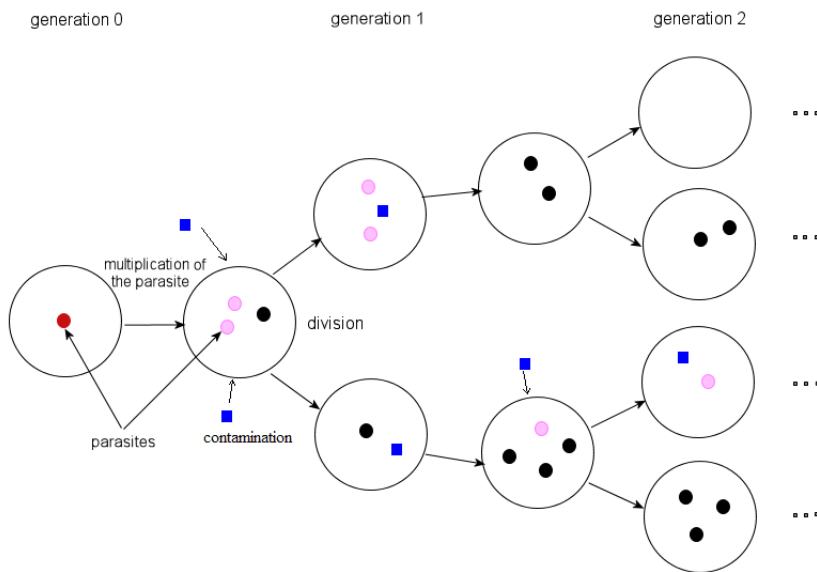


FIGURE 1.3 – Modèle pour la division cellulaire avec contamination et infection d'un parasite. Les parasites carrés sont issus directement de la contamination. Parmi les autres parasites, les roses sont ceux qui rejoindront la première cellule fille. Tous les parasites se reproduisent suivant la même loi.

posée dans [AG12] pour prendre en compte de deux types de parasites, lorsque l'un des types ne peut donner naissance à l'autre type. La population de parasites évolue alors

suivant un processus branchement multitype décomposable. Pour un grand nombre de cellules initiales (limite grande population), de telles dynamiques peuvent être reliées à des modèles déterministes (voir e.g. [L99]) ou à des superprocessus, dans la veine de [ES07].

### Division non binaire ou asynchrone, inhomogénéité temporelle.

Le fait de ne plus considérer un arbre binaire pour la population de cellules va modifier qualitativement les résultats, dès que les transitions vont dépendre du nombre de cellules filles. Une nouvelle chaîne de Markov auxiliaire intervient, où le noyau de transition est biaisé par le nombre de cellules filles. Motivés par les questions d'âge cellulaire, Delmas et Marsalle [DM10] ont considéré le cas où une cellule peut avoir 0, 1, 2 enfants en forçant la généalogie sous-jacente à la population de cellules à être un processus de Galton-Watson. La formule (1.1) devient  $\mathbb{E}(N_n(A)) = m^n \mathbb{P}(\tilde{Y}_n \in A)$  où  $\tilde{Y}_n$  est une chaîne de Markov de noyau  $P$  obtenue en "sommant les noyaux de transition, avec la multiplicité du nombre de cellules filles"

$$P(x, dy) = \frac{1}{p_1 + 2p_2} (0 + p_1 P_1(x, dy) + p_2 [P_2(x, \mathcal{X}dy) + P_2(x, dy\mathcal{X})]).$$

Les théorèmes limites s'obtiennent alors de façon analogue. Les auteurs montrent par ailleurs dans [DM10] que les fluctuations des proportions sont indépendantes d'une génération à l'autre.

Nous avons ensuite travaillé sur des modèles en temps continu. Ils permettent notamment de voir l'effet de divisions asynchrones sur les théorèmes limites. Avec Viet Chi Tran [14], nous avons supposé que les cellules se divisent à un taux constant  $r$ , ou bien à un taux  $r(x)$  qui dépend de l'infection  $x$  de la cellule. En effet, différentes interactions hôtes-parasites sont à envisager. La cellule peut fonctionner "normalement" avec certains parasites, au moins tant que ceux-ci n'ont pas atteint une concentration critique. Sinon, le parasite peut freiner la division de la cellule en gênant son fonctionnement, ou bien au contraire l'accélérer. Ce dernier cas peut venir d'une symbiose hôte-parasite ; il amène aussi à se demander si la cellule peut choisir comme stratégie d'augmenter son taux de division pour lutter contre la présence du parasite. Mathématiquement le cas d'un taux  $r$  constant est une première étape qui permet d'obtenir des résultats pour des taux variables, en particulier quand  $r$  est croissant, par couplage. Nous avons modélisé la quantité de parasites par un processus de branchement à temps et espace continu, correspondant à une limite de grande population. Un tel processus, s'il est Markovien càdlàg continu est forcément une diffusion de Feller avec un taux de croissance  $g$  et une variabilité démographique  $\sigma$  :

$$dY_t = gY_t dt + \sqrt{2\sigma^2 Y_t} dB_t, \quad \text{où } B \text{ est un mouvement Brownien.}$$

La formule many-to-one (1.1) devient en temps continu et à taux  $r$  constant (division binaire)

$$\mathbb{E}(N_t(A)) = e^{rt} \mathbb{P}(\tilde{Y}_t \in A)$$

où  $\tilde{Y}$  est une diffusion de Feller de paramètre  $(g, \sigma^2)$  qui subit des divisions à taux  $2r$ . Le facteur 2 n'était pas présent en temps discret, il est expliqué par le fait que dans un échantillonnage de la population au temps  $t$ , les cellules ayant subi beaucoup de divisions ont une descendance plus grande et donc sont plus souvent tirées. La loi des divisions

$x \rightarrow \Theta x$  subie par  $\tilde{Y}$  est quant à elle directement donnée par la répartition dans les cellules filles. Le processus  $\tilde{Y}$  est un exemple de processus de branchement en temps et espace continu (CSBP) en environnement aléatoire. Nous reviendrons de façon plus générale sur ces processus dans la Section suivante et surtout au Chapitre 3.

En plus du facteur 2 expliqué par le biais en temps continu, ce modèle ne présente pas exactement les mêmes régimes que son analogue discret décrit dans le paragraphe précédent. Nous les représentons ici dans le cas particulier  $\Theta = \theta$  déterministe pour pouvoir comparer avec le modèle en temps et espace discret de la Figure 1.2 Ainsi, les

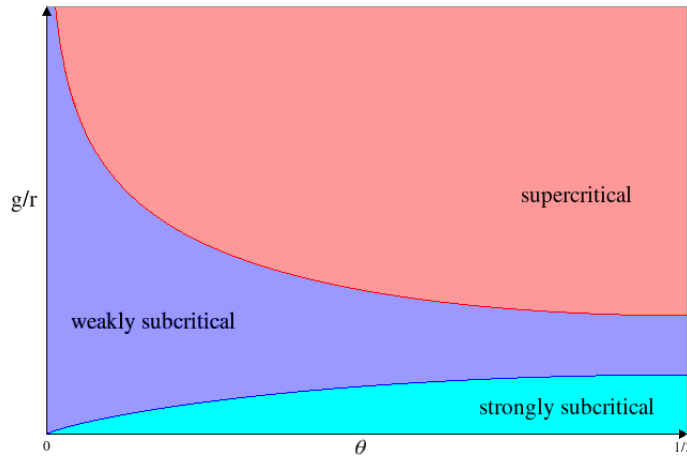


FIGURE 1.4 – Régimes d'infection pour un modèle de diffusion de Feller branchante

transitions entre les différents régimes diffèrent dans le cas  $\theta = 1/2$ . De tels résultats sont tirés d'un travail en collaboration avec Juan Carlos Pardo Millan et Charline Smadi. Dans le chapitre 4.1 et dans [12], nous considérons des processus de Markov plus généraux le long d'arbres de Galton-Watson.

Nous avons aussi cherché à voir l'effet d'une inhomogénéité temporelle dans ces dynamiques cellulaires. Elle peut venir de l'évolution du milieu des cellules qui perturbe leur croissance et leur division. Ce type de phénomène est bien connu en biologie, notamment depuis les travaux de Gause sur les paramécies ou de Tilman sur les diatomées. Cette inhomogénéité temporelle peut être aussi motivée par la prise en compte d'un traitement médical, la présence de pathogènes... Elle joue sur la division de la cellule et la dynamique même du trait de cette cellule comme son niveau d'infection, son taux de croissance, son niveau de dommages. Ces questions seront abordées sur des modèles Markoviens plus généraux dans les chapitre 4.2 et 5, s'appuyant sur les travaux récents [5, 3].

Les difficultés mathématiques se corsent quand le trait de la cellule influence sa division. Ainsi, le nombre de cellules et la survie même de la population posent un problème. En effet, l'effectif total n'est plus décrit par un processus de branchement simple type, mais par un branchement multitype, avec un nombre de types qui peut être infini, par exemple quand le type est le niveau d'infection. Nous présenterons dans le chapitre 5 une étude de tels modèles. Nous ferons ainsi apparaître une nouvelle chaîne auxiliaire  $\hat{Y}_n$  qui sera plus complexe : elle vérifiera la propriété de Markov, mais ses noyaux de transitions ne seront pas homogènes, et ce même si le modèle de départ l'est. Nous verrons comment établir leur ergodicité, sous des conditions abstraites ou plus

concrètes comme des conditions de type Doeblin. Enfin, si l'étude du comportement de  $\hat{Y}$  posera un certain nombre de difficultés théoriques, nous pourrons miser sur sa simulation qui donnera un moyen efficace d'obtenir numériquement des résultats sur l'état de la population de cellules. Les régimes d'infection décrits plus hauts sont profondément modifiés et leur étude reste un travail important à entreprendre. Plus généralement, le contenu d'une cellule, sa croissance, son âge et sa capacité à se diviser sont liées et sont au coeur de questions fondamentales de la biologie cellulaire aujourd'hui. La prise en compte d'une dépendance entre ces caractéristiques et la division de la cellule est une étape importante de la modélisation des dynamiques cellulaires.

Dans le chapitre 5, nous chercherons aussi à évaluer le nombre de cellules de trait  $A_n$ . Cela permet d'explorer les densités moins fortes au sein de la population et la dynamique des cellules extrêmes, comme la cellule la plus infectée. Le lien entre ces questions et les événements rares du processus auxiliaire  $\hat{Y}$ , tout comme la façon dont ils sont réalisés, feront l'objet du Chapitre 5.3.

### Chaînes de Markov branchantes.

Nous donnons ici un aperçu des notions ou techniques de probabilités utilisées dans les preuves des résultats évoqués dans cette section. Dans les chapitres suivants, nous énoncerons les résultats généraux obtenus. Nous pouvons décomposer le problème en trois parties. Dans le cas d'une population de cellules qui satisfait la propriété de branchement, ces trois étapes vont se combiner efficacement et permettre d'obtenir le comportement du nombre de cellules dans l'état  $A$  en temps long.

*Comportement moyen, many-to-one formula et décomposition en épine.*

La propriété de branchement satisfaite par la population de cellules assure la linéarité du nombre moyen de cellules de trait  $A$  d'une génération à l'autre. La dynamique moyenne est alors donnée par  $T^n$  où  $T$  est un opérateur. Son comportement en temps long est décrit par la théorie de Perron Frobenius quand la dimension est finie et la matrice associée fortement irréductible; le théorème de Krein-Rutman permettant d'étendre à un opérateur compact qui envoie un cône dans son intérieur. Mais ces conditions sont limitantes pour les modèles applications que nous avons en tête, comme expliqué dans les sections précédentes, et souvent aussi pour les questions que nous allons considérer dans la suite.

Le point clé est alors de la réécrire en fonction d'un processus auxiliaire, c'est-à-dire

$$\mathbb{E}\left(\sum_{u \in \mathbb{G}_n} f(X(u))\right) = \mathbb{E}\langle X_n, f \rangle = a_n \mathbb{E}(f(\tilde{Y}_n)),$$

où  $\mathbb{G}_n$  est l'ensemble des cellules au temps  $n$ . L'expression à gauche somme une fonction  $f$  de leur trait  $X(\cdot)$ , sur toutes les cellules en vie au temps  $n$ . Elle se réécrit ainsi comme un terme de croissance  $a_n$ , qui est la moyenne du nombre total de cellules à l'instant  $n$ , et un "terme de correction"  $\mathbb{E}(f(\tilde{Y}_n))$ . Ainsi, pour compter le nombre moyen de cellules dans  $A$  (ou  $A_n$ ) à l'instant  $n$ , on doit évaluer la probabilité que le processus  $\tilde{Y}$  appartienne à  $A$  (ou  $A_n$ ) à l'instant  $n$ .

Ceci revient à décrire la lignée cellulaire d'une cellule tirée au hasard à l'instant  $n$ , avec un biais par le nombre de cellules en vie. La description d'une telle lignée et de la population de cellules vue de cette lignée est une décomposition en épine. Introduite par Lyons, Pemantle et Peres dans [LPP95] pour les arbres de Galton-Watson, cette



décomposition a été étendue au cas d'un nombre de types finis dans [KLPP97], obtenu en temps continu dans [CRW91] et dans [GB08] pour un nombre de types finis. Sous des hypothèses théoriques, l'extension à un espace de type infini est utilisée dans [A00]. Notons que le cas multitype fini reviendrait ici à considérer que  $P(x, dydz)$  charge un ensemble fini. Nous avons étendu ce type d'approche à des processus de Markov généraux le long de généalogies branchantes en temps continu dans [12] et en temps discret à des espaces d'états infinis ou des environnements fluctuants [3]. Nous verrons comment procéder pour le cas du temps continu ou d'un branchement dépendant de l'état de la cellule. Signalons aussi que ce type de formule et les convergences de martingales associées sont utilisées en fragmentation [B06] et avaient été introduites dans l'étude des marches branchantes [B77a].

*Comportement en temps long du processus auxiliaire  $\tilde{Y}$ .*

La formule many-to-one donnée au-dessus amène la question suivante : Comment se comporte  $\mathbb{E}(f_n(\tilde{Y}_n))$  en temps long, et en particulier  $\mathbb{P}(\tilde{Y}_n \in A_n)$ ? Si  $A_n = A$ , la question revient à étudier la convergence en loi du processus  $\tilde{Y}$ . En particulier, nous aurons besoin d'une convergence ergodique et nous pourrions nous appuyer sur des résultats classiques de convergences de chaînes de Markov, notamment ceux utilisant les conditions de Doeblin ou le retour dans les compacts à l'aide de fonctions de Lyapounov [MT09]. Les cas où la division de la cellule dépend de son trait et la dynamique est inhomogène pose des problèmes délicats de convergence de chaîne de Markov non homogène. Mentionnons [091, M13] respectivement pour des chaînes de Markov avec des noyaux de transitions stationnaires et des chaînes de Markov inhomogènes. Lorsque la dynamique du trait de la cellule suit un processus de branchement comme dans les modèles d'infection présentés précédemment, l'ergodicité ne tient plus. Les techniques liées au processus de branchement, comme l'utilisation des fonctions génératrices ou des décompositions en sous-populations sont alors utiles pour établir les comportements en temps long.

Lorsque  $\mathbb{P}(Y_n \in A_n)$  tend vers zéro, quantifier la vitesse associée à cette convergence peut se révéler difficile. Les questions liées à l'infection de parasites décrites précédemment amènent des problèmes d'événements rares de processus de branchement en environnement aléatoire. Elles feront l'objet du chapitre 2.

*Obtention de convergences trajectorielles.*

Grâce aux deux premières étapes, nous connaissons le comportement de

$$\mathbb{E}\left(\sum_{i \in \mathbb{G}_n} f(X_n)\right) = a_n \mathbb{E}(f(\tilde{Y}_n)).$$

Sait-on retirer l'espérance dans le terme de gauche pour obtenir un comportement trajectoirelle de la dynamique? Autrement dit, peut-on établir le comportement en temps long presque sûr ou en probabilité du nombre de cellules dont le trait appartient à  $A_n$  à l'instant  $n$  et dire que

$$\#\{u \in \mathbb{G}_n : X(u) \in A_n\} \sim a_n \mathbb{P}(\tilde{Y}_n \in A_n).$$

La propriété de branchement dans la population de cellules est la clé, elle permet de voir la population actuelle comme un grand nombre de copies indépendantes et d'obtenir des convergences  $L^2$  ou presque sûres par des phénomènes de lois des grands nombres.

L'indépendance asymptotique entre les variables, requise pour de tels résultats, nécessite que la généalogie de la population de cellules ne se sépare pas tard. C'est-à-dire que deux individus pris au hasard à l'instant  $n$  aient un ancêtre commun qui ne soit pas récent, ce qui est lié à la décomposition en épine mentionnée plus haut. L'autre ingrédient pour une loi des grand nombre est l'identique distribution en temps long. Elle suppose que le processus auxiliaire ne garde pas en mémoire l'état initial, c'est-à-dire qu'il soit ergodique. Ces propriétés peuvent être difficiles à obtenir, surtout si on veut relâcher la propriété de branchement du modèle.

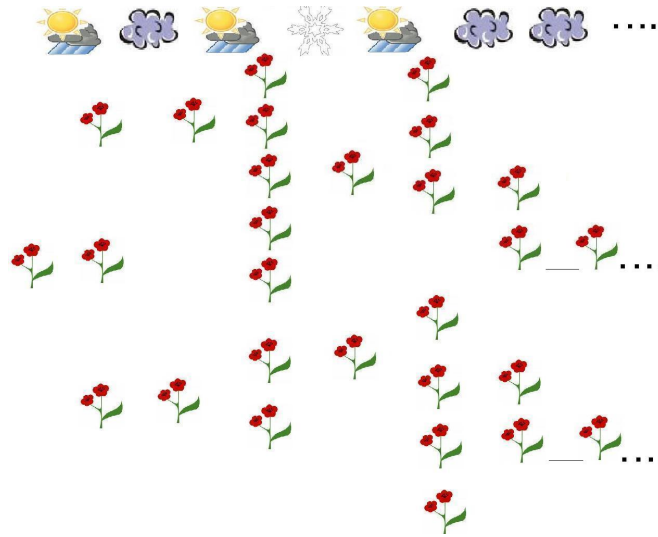
Contrairement à la loi forte des grands nombres classique, toutes les variables sont ici tirées à chaque génération, mettant potentiellement à mal la régularité trajectorielle de leur moyenne. Aussi passer d'une loi faible à forte n'est pas automatique [AK98a, G07, 3]. Une autre façon de procéder est de trouver de bonnes martingales. Dans les cas des marches branchantes, des fragmentations ou des branchements avec un nombre de type fini, cette technique a été finement utilisée. Citons ainsi et l'utilisation du fragment marqué et des martingales dans le cas autosimilaire [B06]. Dans le cas de processus de branchement multitype, le processus vu contre son vecteur propre maximal et renormalisé est une martingale. L'extension à un nombre infini de types (discret ou continu), et donc à la dimension infinie, pose de nombreuses difficultés dans le cadre qui nous motive, que ce soit pour l'existence même de ce vecteur propre ou pour sa description a priori nécessaire pour obtenir les résultats souhaités [A00, C11]. Si le processus auxiliaire est lui même une martingale, Harris et Roberts [HR13] ont des techniques efficaces pour des questions similaires, mais ce cadre semble limité pour nos applications.

## 1.2 Dynamique de population dans un environnement aléatoire

Les populations animales, végétales ou cellulaires évoluent dans des environnements qui varient au cours du temps, et les échelles associées à ces dynamiques peuvent être bien différentes. Le rythme des cellules est circadien et leur vieillissement peut avoir des vitesses différentes. Les plantes sont particulièrement sensibles aux saisons mais d'autres dynamiques se lisent sur des échelles de temps bien plus grandes. Le comportement des animaux est clairement dépendant de la période de la journée, de la saison, de leur âge. Certaines variations climatiques sont périodiques mais une composante monotone peut être à intégrer, par exemple l'effet du réchauffement climatique, tout comme des fluctuations aléatoires. Ces fluctuations peuvent être régulières ou brutales, comme certaines catastrophes environnementales telles que les inondations, sécheresses, éruptions volcaniques... difficilement prévisibles. Un premier enjeu est donc de travailler sur des modèles assez généraux pour répondre à différentes motivations biologiques ou écologiques, sans se noyer dans la complexité, en captant des classes de modèles pour lesquelles une étude mathématique est faisable.

Les phénomènes cycliques poussent à une modélisation discrète, génération après génération. Si l'environnement est connu précisément, sa modélisation peut être explicite, déterministe. S'il est (partiellement) inconnu, notamment lorsque les données sont incomplètes ou lorsque l'on fait de la prédiction, l'environnement peut être modélisé de façon aléatoire. Une modélisation aléatoire peut être aussi un moyen de prendre en compte des variations "chaotiques" ou un "bruit" dans la mesure. Voilà une petite simulation d'un environnement aléatoire et de la dynamique d'une population de fleurs

associée. Dans ce modèle jouet, 3 environnements peuvent avoir lieu, tirés de façon i.i.d. à chaque génération et affectant la reproduction des fleurs :



Pour mesurer l'impact des variations de l'environnement sur des populations, nous allons faire dépendre la natalité ou la mortalité de l'environnement. En fait mathématiquement, la loi de reproduction entière va dépendre de l'environnement. Les modèles de populations asexuées sans interaction offrent un cadre relativement simple qui montre déjà de nombreux comportements intéressants et laisse certaines questions ouvertes.

Lorsque l'on compte directement le nombre d'individus, l'espace d'état est discret, donné par les entiers naturels. L'évolution en temps continu ou en temps discret de tels processus présentent mathématiquement beaucoup de similarités. En effet, un processus de branchement en temps continu et espace discret, pris à des temps bien choisis comme des temps d'atteinte ou de transition pour l'environnement, est un processus de branchement à temps et espace discrets. Le passage à un espace continu, naturel en limite de grande population, présente plus de différences et de nouvelles difficultés sur lesquelles nous reviendrons.

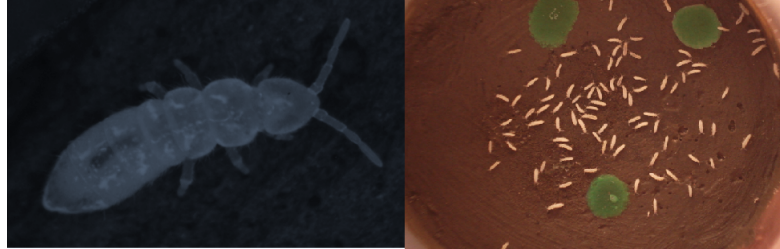
Si le nombre d'individus vaut  $k$  à la génération  $n$  et que l'environnement dans lequel ils évoluent est noté  $e$ , nous supposons donc que leur nombre à la génération suivante est égal à

$$\sum_{i=1}^k N_{i,n}^e,$$

où  $N_{i,n}^e$  est le nombre de descendants du  $i$ ème individu, évoluant dans l'environnement  $e$ . Les  $N_{i,n}^e$  sont des variables indépendantes, du fait de l'absence d'interactions et de contraintes de ressources, et toutes distribuées comme la loi de reproduction dans l'environnement  $e$ .

Un certain nombre de questions délicates en écologie peuvent déjà être appréhendées dans ce modèle simple et son extension au cadre multitype. Quel est l'effet de l'environnement et de ses variations sur la dynamique de population à long terme ? c'est à dire sur la probabilité de survie de la population, sur la vitesse à l'extinction se produit, sur la croissance possible de la population, sur les phénotypes favorisés...

C'est le type de questions que se posent Thomas Tully et ses collaborateurs, notamment F. Mallard, V. Lebourlot & C. Lecoer, avec une approche expérimentale focalisée sur les populations de collemboles. Les collemboles sont des arthropodes dont la taille est de l'ordre du millimètre, matures sexuellement au bout de 3 semaines environ et avec un cycle de vie très court.



Ce sont des insectes amétaboles, c'est-à-dire que l'individu qui émerge de l'oeuf est semblable à l'adulte, en plus petit et sans système reproducteur mature. Leur survie et leur reproduction sont sensibles à la température et à la présence de ressources. Ils sont placés en laboratoire dans différentes étuves où la température peut être réglée, tout comme les ressources. Lorsque les ressources sont suffisamment renouvelées par rapport à l'effectif de collemboles, celles-ci peuvent être modélisées au sein de l'environnement. Le processus avec propriété de branchement présenté ci-dessus semble alors légitime. Sinon la compétition va venir perturber cette dynamique, avec une densité dépendance. Thomas Tully et François Mallard s'intéressent à la façon dont les différents environnements vont jouer à la fois sur la dynamique de "croissance-reproduction" propre du collembole, c'est à dire sur une composante physiologique que l'on pourrait observer en isolant le collembole. Mais aussi à la façon dont l'environnement affecte la compétition entre les collemboles. Dans leurs travaux, il semble que le premier effet soit prépondérant pour des températures qui ne sont pas trop élevées (moins de 25 degrés) ou bien pour des effectifs relativement faibles par rapport aux ressources. Une modélisation sans interaction avec un processus de branchement peut alors être pertinente. Le terme de compétition devient prépondérant pour des températures élevées ou de faibles ressources. Enfin, une prédation agissant indépendamment pour chaque collembole, tel un environnement, peut également être intégrée dans ce modèle et simulée expérimentalement grâce à un aspirateur. L'influence des phénotypes ou génotypes, leur adaptation à l'environnement et leur possibilité d'évolution rapide posent d'autres questions passionnantes. Leurs aspects mathématiques sont au coeur de nombreux travaux actuels et font partie des motivations des travaux présentés dans ce chapitre ou des branchements multitypes en environnement aléatoire des chapitres 4 et 5. Enfin l'extension de ces modèles pour des populations structurées intégrant une limitation des ressources ou une compétition est un enjeu fondamental en écologie sur lequel nous reviendrons seulement sommairement ici, notamment au chapitre 6.1.

Les motivations en dynamique de population intégrant l'effet des fluctuations de l'environnement pour des modèles stochastiques individu centrés viennent aussi de l'épidémiologie. Les phases de croissance ou de régression d'une épidémie peuvent parfois être approchées par des processus de branchement et certaines maladies sont très sensibles à l'environnement, comme par exemple en France la rougeole qui dépend de la saison à travers l'humidité, la température. On pourra consulter [BD12, BH07] pour des

modèles en temps continu et <http://www.invs.sante.fr/Dossiers-thematiques/Maladies-infectieuses/Maladies-a-declaration-obligatoire/Rougeole/Points-d-actualites>.

### Cas d'un environnement constant sans interaction : le processus de Galton-Watson.

Lorsque l'environnement est fixé, la loi de reproduction est donnée par une distribution  $\mu$  et l'on retrouve le célèbre processus de Galton Watson. La taille de la population à la génération  $n$ , notée  $Z_n$ , est décrite simplement par la récurrence

$$Z_{n+1} = \sum_{i=1}^k N_{i,n}$$

où  $N_{i,n}$  sont des v.a. i.i.d. pour  $i, n \geq 0$ , dont la loi commune est  $\mu$ .

Le comportement asymptotique du processus dépend de la valeur de

$$m = \sum_{k \geq 0} k\mu\{k\} = \mathbb{E}_1(Z_1).$$

Si  $m \leq 1$ ,  $Z_n$  s'éteint p.s. en temps fini. Si  $m < 1$  (cas sous-critique) et  $\mathbb{E}(Z_1 \log^+ Z_1) < \infty$ , alors [HSV67] donne le comportement en temps long de la probabilité de survie. Il existe alors  $c > 0$  tel que

$$\mathbb{P}(Z_n > 0) \sim cm^n \quad (n \rightarrow \infty).$$

De plus, il existe une variable aléatoire  $\Upsilon$  positive et finie p.s. telle que

$$\mathbb{P}(Z_n = k | Z_n > 0) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}(\Upsilon = k).$$

Cette loi limite est une quasi-stationnaire. Cette approche par conditionnement par la survie du processus offre un moyen d'aborder de façon théorique les questions de phases de stabilité transitoire d'une population avant son extinction, mises en évidence par les biologistes. Pour une référence générale sur le sujet, nous renvoyons à [MV12].

Si  $m = 1$  (cas critique), la probabilité de survie décroît comme  $2/\sigma^2 n$  quand l'écart type  $\sigma$  de  $\mu$  est fini.

Si  $m > 1$  (cas surcritique),  $Z_n$  survit avec probabilité positive et, sur l'événement de non-extinction, il tend vers l'infini. Plus précisément, un argument de martingale assure qu'il existe une variable aléatoire finie p.s. telle que

$$Z_n \sim Wm^n \quad (n \rightarrow \infty)$$

tandis que le théorème de Kesten et Stigum [KS66] garantit que  $\{W > 0\} = \{\forall n \in \mathbb{N} : Z_n > 0\}$  si et seulement si  $\sum_{k \geq 1} k \log(k) \mu\{k\} = \mathbb{E}(Z_1 \log^+ Z_1) < \infty$ .

Pour les questions d'estimations d'événements rares, nous renvoyons en première lecture à [AN04], notamment au Chapitre 1, Section 11 pour la probabilité d'un processus de Galton-Watson d'être égal à une petite valeur positive en temps long. Citons [A94, FW07, R00] pour les questions de grandes déviations inférieures... Mentionnons enfin [MO08, FW09] pour une description de la queue de distribution de  $W$  en 0 dans le cas surcritique, qui est liée aux questions de grandes déviations.

### Modélisation de l'environnement.

Lorsque l'on considère une suite donnée d'environnements, on parle de *Processus de branchement en environnement variable (PBEV)*. Le cas d'un environnement périodique est un cas particulier simple qui se ramène à l'étude de processus de Galton-Watson. Nous nous intéresserons ici surtout à des environnements aléatoires, quitte à considérer certaines questions conditionnellement aux environnements, c'est-à-dire "quenched".

Nous nous focaliserons principalement sur des environnements successifs choisis de façon indépendante et identiquement distribuée à chaque génération. Ces *Processus de branchement en environnement aléatoire (PBEA)* ont été introduit par Smith et Wilkinson [SW69] en 1969. Certains résultats se généralisent à des environnements stationnaires ergodiques, en particulier les critères d'extinction [AK71a, AK71b]. Le cadre Markovien reste encore peu exploré, hormis dans les situations fortement irréductibles ou mélangeantes qui se rapprochent du cadre i.i.d grâce aux décompositions en excursions. Pour celles-ci, les résultats en temps long sont similaires et nous renvoyons en particulier à la thèse [Y11] sur le sujet.

On note  $Z_n$  le nombre d'individus à la génération  $n$  et  $\mathcal{E}_n$  l'environnement entre les générations  $n$  et  $n + 1$ . Le nombre d'enfants dans l'environnement  $e$  est donné par la variable aléatoire  $N^e$  et sa moyenne par

$$m(e) := \mathbb{E}(N^e).$$

Le nombre moyen d'individus à la génération  $n$ , conditionnellement aux environnements, est donné par

$$\mathbb{E}(Z_n | \mathcal{E}_1, \dots, \mathcal{E}_n) = \exp(S_n) \quad \text{p.s.} \quad (1.2)$$

où

$$S_n = \sum_{i=0}^{n-1} \log m(\mathcal{E}_i)$$

est l'impact moyen cumulé des environnements jusqu'à la génération  $n$ .

Ces processus combinent deux sources d'aléa : celle liée à la loi de reproduction dans un environnement fixé comme pour les processus de Galton-Watson ; et celle liée à l'aspect aléatoire des environnements, donc à leur loi. Ces deux aléas sont respectivement appelés *stochasticité démographique* et *stochasticité environnementale* en écologie théorique. On réfère en particulier au chapitre 1 de [LES03] pour le développement des aspects écologiques de cette question en lien avec les problématiques de la conservation. Pour une référence en écologie qui s'intéresse plus spécifiquement à l'effet de catastrophes aléatoires, citons [L93]. Les processus de branchement en environnement aléatoire offrent de premiers modèles où étudier ces stochasticités mathématiquement.

Pour quantifier la probabilité d'un événement rare, la fonction de taux  $\Lambda$  de  $S$  joue un rôle clé :

$$\Lambda(x) := \sup\{tx - \log \mathbb{E}(m(\mathcal{E})^t) : t \in \mathbb{R}\}.$$

Plus précisément, sous des hypothèses d'intégrabilité de  $m(\mathcal{E})$  et si  $\Lambda$  est continue au bord d'un intervalle  $I$ ,

$$\mathbb{P}(S_n/n \in I) \asymp \exp(-n \inf_{x \in I} \Lambda(x)), \quad \text{i.e.} \quad \frac{1}{n} \log \mathbb{P}(S_n/n \in I) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} - \inf_{x \in I} \Lambda(x).$$

Nous allons nous intéresser dans la suite à des événements rares  $A_n := \{Z_n \in I_n\}$ , à leur probabilité asymptotique et à la façon dont ils sont réalisés, ce qui sera très lié. L'équation

(1.2) suggère un moyen de réaliser ces événements rares, grâce à des environnements bien choisis :

$$\liminf_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \mathbb{P}(\log(Z_n)/n \in I) \geq - \inf_{x \in I} \Lambda(x).$$

Nous démontrons ce type de résultats sous des hypothèses générales pour le processus par un changement de probabilité, voir la Proposition 1 dans [15] ou le Lemme 4.1 dans [9].

Les processus de branchement en environnement aléatoire multitype sont encore peu connus et les résultats sont peu explicites. Citons [AK71a, K74a] pour des résultats généraux sur l'extinction et [?] pour la croissance du processus. Ils reposent sur la valeur (déterministe mais non explicite hors de cas particuliers) de l'exposant de Lyapounov [FK60] :

$$\lambda := \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \|\Pi_{i=0}^{n-1} M^{\mathcal{E}_i}\| \quad p.s.$$

où  $(M^e)_{ij}$  est le nombre moyen d'enfants de type  $j$  produit par un individu de type  $i$  dans l'environnement  $e$ . De premiers résultats sur la vitesse d'extinction pour des environnements i.i.d peuvent être trouvés dans les travaux de Dyakonova, Vatutin et al [D08, VD10] tandis que le cas décomposable est mieux compris [VDJS12], y compris avec des environnements Markoviens. Ils sont utiles en particulier pour prendre en compte l'inhomogénéité au sein d'une population, que ce soit dans les dynamiques cellulaires de la partie précédente ou dans des modèles de reproduction-dispersion de populations animales ou végétales avec des phénotypes, âges ou positions différentes, ou encore dans les métapopulations que nous aborderons dans la section suivante. Signalons enfin que si le modèle ajoute une composante d'immigration, les théorèmes limites sont bien compris et donnés en particulier dans [R07].

**Vitesse d'extinction et loi quasistationnaire en régime sous-critique :**  
 $\mathbb{E}(\log m(\mathcal{E})) \leq 0.$

Lorsque le processus s'éteint p.s., on peut se demander à quelle vitesse cette extinction a lieu. Ceci peut être mesuré par le temps moyen d'extinction ou une autre fonctionnelle de ce temps d'extinction, ou bien par la probabilité que le processus survive jusqu' à la génération  $n$ . Cette quantité tend vers 0 et on va se demander à quelle vitesse, c'est-à-dire comment se comporte  $\mathbb{P}_k(Z_n > 0)$  pour  $n$  grand et  $k \geq 1$ . Elle permet aussi de voir l'effet de l'effectif de la population initiale  $k$  sur la survie d'une population ou de compter le nombre de cellules infectées dans les modèles d'infection introduits dans la section précédente. D'un point de vue plus évolutif, ces questions de temps d'extinction sont liées à la *fitness* d'une population et [C84] plébiscite ainsi l'utilisation de cette queue de distribution du temps d'extinction comme fitness.

En environnement aléatoire, trois régimes apparaissent, mis en évidence successivement par Dekking [D88], D' Souza [D97], Hambly [H92], Guivarc'h et Liu [GL01], Geiger Kersting et Vatutin [GKV03]. Les résultats obtenus dans ces travaux sont de plus en plus fins et généraux. La vitesse d'extinction est sensible à la loi de l'environnement et à sa variabilité au sens de l'entropie :

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \mathbb{P}(Z_n > 0) = \begin{cases} \log \mathbb{E}[m(\mathcal{E})] & , \text{ if } \mathbb{E}[\log(m(\mathcal{E}))m(\mathcal{E})] \leq 0 \\ -\Lambda(0) & , \text{ sinon} \end{cases} .$$

Notons que si  $\mathbb{E}(m(\mathcal{E}) \log m(\mathcal{E})) > 0$ ,

$$-\Lambda(0) = \log \min_{0 < s < 1} \mathbb{E} \left[ m(\mathcal{E})^s \right] = \mathbb{E} \left[ m(\mathcal{E})^\alpha \right] < \log \mathbb{E}(m(\mathcal{E})).$$

En conséquence, à une reproduction moyenne fixée  $\mathbb{E}(m(\mathcal{E}))$ , la vitesse exponentielle d'extinction ne dépend de la variabilité de l'environnement que lorsque  $\mathbb{E}(m(\mathcal{E}) \log m(\mathcal{E}))$  devient positive. Elle se met alors à augmenter avec cette variabilité de façon subtile.

Plus précisément,  $\mathbb{P}(Z_n \geq 0) \sim ca_n$  pour  $n \rightarrow \infty$  avec

$$a_n = \mathbb{E} \left[ m(\mathcal{E}) \right]^n, \quad a_n = n^{-1/2} \mathbb{E} \left[ m(\mathcal{E}) \right]^n \quad \text{et} \quad a_n = n^{-3/2} \exp(-\Lambda(0))^n,$$

respectivement dans les cas  $\mathbb{E}(m(\mathcal{E}) \log m(\mathcal{E}))$  strictement négatif, nulle, strictement positive.

Dans [16], nous montrons les résultats suivants, qui sont énoncés rigoureusement dans le Chapitre 2.1.

Dans le régime sous-critique fort ou intermédiaire ( $\mathbb{E}(m(\mathcal{E}) \log m(\mathcal{E})) \leq 0$ ), la probabilité de survie asymptotique augmente linéairement avec la population initiale

$$\mathbb{P}_k(Z_n > 0) \sim k\mathbb{P}_1(Z_n > 0) \quad (n \rightarrow \infty).$$

Conditionnellement à la survie de la population au temps  $n$ , un seul individu initial survit. L'ancêtre commun le plus récent de la population au temps  $n$  est alors récent, c'est à dire proche de  $n$ , quand  $n$  devient grand. Quand la population survit, cet événement rare a lieu malgré des environnements défavorables et donc grâce à la stochasticité démographique.

Dans le régime sous-critique faible ( $\mathbb{E}(m(\mathcal{E}) \log m(\mathcal{E})) > 0$ ), la probabilité de survie augmente de façon sous-linéaire en fonction de la population initiale :

$$\mathbb{P}_k(Z_n > 0) \sim \alpha_k \mathbb{P}_1(Z_n > 0) \quad (n \rightarrow \infty) \quad \alpha_k \ll k.$$

Nous verrons que, sous des hypothèses supplémentaires,  $\alpha_k$  est de l'ordre de  $k^\alpha \log k$ , tandis que le cas général ou l'obtention d'un équivalent restent ouverts.

Fleischmann et Vatutin [FV99] avaient établi des résultats qualitativement similaires dans le cas linéaire fractionnaire à propos de l'ancêtre commun dans l'arbre réduit. Enfin, le comportement en temps long de la marche aléatoire  $S$  renormalisée et conditionnée à  $Z_n > 0$  a été obtenu dans [AGKV05, ABKV09, ABKV11] respectivement pour les régimes fort, faible et intermédiaire.

Récemment, nous avons considéré avec Vladimir Vatutin [4] une nouvelle classe de processus de branchement sous-critique, pour lesquels  $\mathbb{E}(m(\mathcal{E})) = \infty$  mais  $\mathbb{E}(m(\mathcal{E})^\rho) < \infty$  pour un certain  $\rho \in (0, 1)$ . Nous verrons au chapitre 2.1.2 que la vitesse d'extinction du processus est alors très sensible à la queue de distribution de  $m(\mathcal{E})$ . Citons enfin [VZ12] pour une classe de processus où  $\mathbb{P}(\log m(\mathcal{E}) \geq x) \sim cx^{-\beta}$  et donc  $\mathbb{E}(m(\mathcal{E})^\beta) < \infty$  pour tout  $\beta \in (0, 1)$ .

Dans le cas critique, la probabilité de survie décroît comme  $1/\sqrt{n}$  dès que la marche aléatoire  $S$  n'est pas constante, avec des hypothèses d'intégrabilité raisonnables [K76]. Plus précisément, la vitesse ainsi que le lien entre la trajectoire du processus de branchement et celle de la marche  $S$  est établi dans [AGKV05] quand  $S$  oscille entre  $+\infty$  et  $-\infty$  et qu'un moment logarithmique tronqué de la loi de reproduction est fini.



**Petites valeurs et ancêtre commun le plus récent en régime surcritique :**  $\mathbb{E}(\log m(\mathcal{E})) \geq 0$ . En supposant de plus que

$$\mathbb{E}(Z_1 \log^+(Z_1)/m(\mathcal{E})) < \infty, \quad \mathbb{E}(\log(1 - \mathbb{P}_1(Z_1 = 0|\mathcal{E}))) > -\infty,$$

la martingale

$$\exp(-S_n)Z_n$$

admet presque sûrement une limite finie, qui est non nulle sur l'événement de non extinction [AK71b, K74b]. Dans un travail récent avec Christian Boeinghoff [8], nous avons considéré l'événement rare  $\{Z_n = k\}$ , où  $k \geq 1$  est fixé. Nous obtenons une expression de la vitesse exponentielle de décroissance de la probabilité associée, qui permet d'obtenir des bornes explicites, voir le Chapitre 2.2. Mais surtout cette expression devient explicite dans le cas où les lois de reproduction sont linéaires fractionnaires, c'est-à-dire des lois géométriques avec un degré de liberté supplémentaire pour fixer la probabilité de valoir 0. Dans ce cas, la fonction génératrice est une homographie, ce qui permet d'en calculer les composées successives. Alors,

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \mathbb{P}(Z_n = k) = \begin{cases} \log \mathbb{E}[m(\mathcal{E})^{-1}] & , \text{ si } \mathbb{E}[\log(m(\mathcal{E}))/m(\mathcal{E})] \geq 0 \\ -\Lambda(0) & , \text{ sinon} \end{cases}.$$

Nous renvoyons au chapitre 2.2. de ce manuscrit pour des détails. Ces régimes surcritiques présentent une grande similarité avec les régimes sous-critiques. Une dualité n'a pas encore été mise en évidence mais serait un moyen efficace de compléter ces résultats, au delà du cas fracto-linéaire. Dans la même veine, citons [H11] pour des résultats fins pour des processus de branchement en temps et espace continus dans un environnement variant selon un mouvement Brownien. Dans le cas fracto-linéaire avec  $\mathbb{E}(\log(m(\mathcal{E}))/m(\mathcal{E})) < 0$ , l'ancêtre commun le plus récent de la population vivant à la génération  $n$  se situe tard dans la généalogie. Cela veut dire que lorsque  $n$  devient grand, il reste récent. Dans le cas  $\mathbb{E}(\log(m(\mathcal{E}))/m(\mathcal{E})) = 0$ , cet ancêtre commun peut être un peu partout dans l'intervalle  $[0, n]$ . Enfin, si  $\mathbb{E}(\log(m(\mathcal{E}))/m(\mathcal{E})) > 0$ , il pourra être au début ou à la fin de la généalogie avec probabilité positive, mais pas entre deux.

Il resterait notamment à démontrer que les deux premiers régimes sont bien expliqués par la stochasticité démographique, tandis que le dernier est lié à la stochasticité environnementale. Plus généralement, la décomposition des arbres associés aux PBEA conditionnés à un événement rare semble un problème délicat et profond du fait du lien étroit entre la dynamique du processus et celle de l'environnement.

### Stochasticités environnementale et démographique pour les grandes déviations.

Dans les résultats mentionnés dans le paragraphe précédent, les événements rares  $\{Z_n > 0\}$  et  $\{Z_n = k\}$  sont expliqués par l'une ou l'autre des deux stochasticités, en fonction du régime (fort ou faible) du processus.

Nous allons maintenant considérer des événements de grandes déviations, c'est-à-dire une croissance exponentielle atypique du processus :

$$\{1 \leq Z_n \leq \exp(\theta n)\}, \quad \{Z_n \geq \exp(cn)\}$$

avec  $\theta < \mathbb{E}(\log m(\mathcal{E})) < c$ , tandis que nous rappelons que

$$\frac{1}{n} \log(Z_n) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} \mathbb{E}(\log m(\mathcal{E})) \quad \text{p.s. sur } \{\forall n \in \mathbb{N} : Z_n > 0\}.$$

Nous allons voir que les deux stochasticités peuvent ici se combiner pour expliquer ces événements rares.

*Grandes déviations inférieures.* Commençons par les déviations inférieures, en se limitant pour l'instant au cas où chaque individu a au moins un descendant p.s. En particulier, le processus est croissant et tend p.s. vers l'infini. Pour obtenir un nombre d'individus négligeable devant  $\exp(\mathbb{E}(\log m(\mathcal{E}))n)$  à la génération  $n$ , on peut miser sur la stochasticité démographique et le fait que les individus vont se reproduire moins que la moyenne; ou bien miser sur la stochasticité environnementale et un environnement moins bon que d'habitude, tel que  $S_n \ll n\mathbb{E}(\log m(\mathcal{E}))$ .

Si l'on mise sur la stochasticité démographique, l'événement le plus probable est que la population reste bloquée un certain temps à son état initial, ce qui impose que chaque individu ait un enfant exactement durant cette période. La probabilité associée est alors  $\mathbb{P}_1(Z_1 = 1)$  élevée à une puissance égale au nombre de générations. En effet, quand la population croît, son nombre tend à devenir exponentiel, ce qui rend improbable un comportement démographique global inhabituel. Une fois que la population devient grande, disons au temps  $nt$ , ralentir sa croissance exige de faire dévier la marche aléatoire  $S$  associée à l'impact de l'environnement sur la population. Ainsi, l'effet a lieu simultanément sur tous les individus. Pour réaliser l'événement  $\{1 \leq Z_n \leq \exp(\theta n)\}$ , il reste juste à demander que  $S_{n(1-t)} \leq n\theta/(1-t)$ . Alors en posant

$$\psi(\theta) = \inf_{t \in [0,1]} \left\{ -t \log \mathbb{P}(Z_1 = 1) + (1-t)\Lambda(\theta/(1-t)) \right\},$$

nous montrons que

$$\frac{1}{n} \log \mathbb{P}(Z_n \leq \exp(\theta n)) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} -\psi(\theta).$$

De plus, conditionnellement à  $\{Z_n \leq \exp(\theta n)\}$ , la trajectoire du processus  $(n^{-1} \log Z_{[nt]} : t \in (0, 1))$  converge pour  $n$  tendant vers l'infini vers

$$f_\theta(t) := \begin{cases} 0, & \text{si } t \leq t_\theta \\ \frac{\theta}{1-t_\theta}(t - t_\theta), & \text{si } t \geq t_\theta \end{cases}$$

en loi, pour la norme uniforme [15], avec  $t_\theta$  l'unique point de  $[0, 1]$  réalisant le minimum de  $t \rightarrow \{tx + (1-t)\Lambda(\theta/(1-t))\}$  sur  $[0, 1]$ .

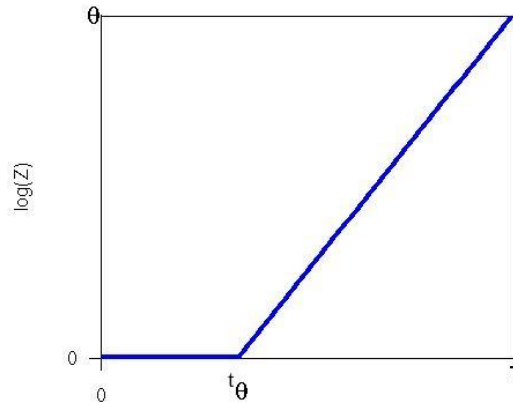
Le temps  $t_\theta$  où le processus conditionné à dévier se met à croître exponentiellement peut être

- nul, auquel cas seule la stochasticité environnementale joue;
- entre 0 et  $\theta/(1-L)$ , et les deux stochasticités se combinent;
- égal à  $\theta/(1-L)$  : la stochasticité démographique est alors essentielle, avec en général un biais en plus dans la loi des environnements.

Ces résultats sont étendus au cas où les individus peuvent mourir sans descendance, avec des hypothèses d'intégrabilité plus faibles dans [9], voir aussi le chapitre 2.3 pour un aperçu.

*Grandes déviations supérieures.* Pour les grandes déviations supérieures  $\{Z_n \geq \exp(cn)\}$ , trois ingrédients vont pouvoir se combiner [BK10, 8].

Tout d'abord, une phase de survie  $\{Z_{[nt]} > 0\}$  a lieu lorsque le processus est sous critique-fort ou intermédiaire ( $\mathbb{E}(m(\mathcal{E}) \log m(\mathcal{E})) \leq 0$ ). Elle est due à la stochasticité

FIGURE 1.5 – Trajectoire asymptotique  $f_\theta$  associée aux grandes déviations inférieures

démographique, comme expliqué dans le paragraphe précédent sur la vitesse d'extinction.

Ensuite un événement de reproduction exceptionnelle peut avoir lieu si la queue de distribution de la loi de reproduction est suffisamment lourde, disons polynomiale pour certains environnements :

$$\mathbb{P}(N^e > z) \sim dz^{-\beta} \quad (z \rightarrow \infty).$$

Il s'agit là aussi de stochasticité démographique.

Enfin, le dernier ingrédient possible est une croissance exceptionnelle due à des environnements exceptionnels, reposant donc sur la stochasticité environnementale, comme pour les déviations inférieures. A nouveau, cette croissance se traduira par une déviation de la marche aléatoire  $S_n$ .

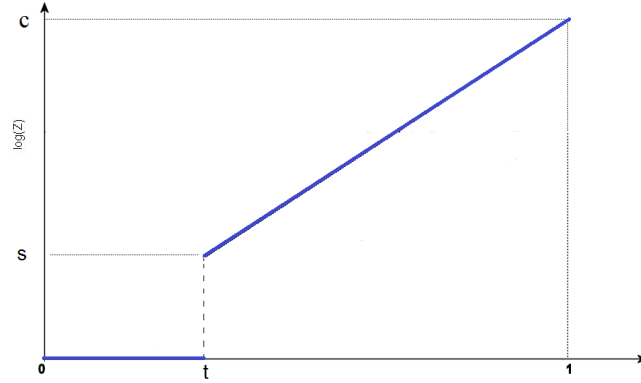
La fonction de taux revient à optimiser ces trois ingrédients :

$$\chi(c) := \inf_{t \in [0,1], s \in [0,c]} \left\{ t\gamma + \beta s + (1-t)\Lambda((c-s)/(1-t)) \right\}.$$

Alors

$$\frac{1}{n} \log \mathbb{P}(Z_n \geq \exp(cn)) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} -\chi(c).$$

La trajectoire du processus  $\log Z$  associée à ces grandes déviations supérieures a donc la forme suivante, avec  $t, s$  les points qui réalisent l'infimum ci-dessus.



## Un aperçu des techniques probabilistes

Nous donnons ici un petit aperçu des principales techniques utilisées pour démontrer les résultats présentés dans cette section et qui seront énoncés de façon plus rigoureuse et générale dans le chapitre 2.

- \* *Changement de probabilité* pour se placer sous le bon environnement (tilting probability, Escher transform...). Ceci revient à faire une transformée en fonction de  $S_n$  ou de son minimum jusqu'à l'instant  $n$ , noté  $L_n$ . En particulier, nous utiliserons la transformée de la marche aléatoire et le conditionnement suivant

$$\tilde{\mathbb{P}}(\mathcal{E} \in de) = \frac{m(e)^\lambda}{\mathbb{E}(m(\mathcal{E})^\lambda)} \mathbb{P}(\mathcal{E} \in de), \quad \mathbb{P}(\cdot | L_n \geq 0) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}^+(\cdot)$$

Pour ce conditionnement d'une marche à rester positif, nous renvoyons en particulier à [BD94, AGKV05] ou [D80] pour des limites renormalisées avec un drift négatif. Dans [4], nous sommes amenés à étudier la limite quand  $n \rightarrow \infty$  de

$$\mathbb{P}((S_i : i \leq n) \in \cdot | L_n \geq 0, S_n \leq K).$$

Nous nous appuyons également sur des contrôles de la probabilité de survie par une fonctionnelle de la marche aléatoire  $S$ , en particulier sur des résultats d'Agresti [A75] et Kozlov [K76].

- \* *Décomposition de la population par rapport à une lignée.* Geiger [G99] considère le premier individu en vie de la génération  $n$ , en mettant un ordre de la gauche vers la droite pour les individus de l'arbre. La lignée ancestrale de cet individu forme l'épine, dont la reproduction est biaisée par la taille. Les arbres poussant à gauche de l'épine sont conditionnés à être éteints à la génération  $n$ , ceux poussant à sa droite ne sont pas conditionnés.
- \* *Les fluctuations quenched de  $Z_{n+1}/Z_n$*  jouent un rôle important. Ce rapport est une moyenne d'un nombre aléatoire de v.a. i.i.d. qui peut être contrôlée par des techniques de concentration ou de grandes déviations.
- \* *Utilisation de fonctions analytiques.* On utilise une fonction bien choisie de la série génératrice de  $Z_n$ , que l'on décompose comme série télescopique. Par exemple, l'évaluation d'une série entière en un point de divergence renseigne sur le comportement de ses coefficients pour les grands degrés, donc de  $\mathbb{P}(Z_n = k)$  pour  $k$  grand. Dans la même veine, nous utilisons l'identité de Baxter qui permet de remplacer un conditionnement par le minimum de la marche aléatoire par un conditionnement par sa valeur finale, beaucoup plus simple à manipuler, notamment grâce aux résultats locaux de grandes déviations des marches aléatoires.

### Branchement en temps et espace continu, environnement variable

Lorsque l'on considère de longues échelles de temps et de grandes populations, une renormalisation naturelle conduit à la limite à des processus à temps et espace continu. Plus précisément, nous nous intéressons au processus de Galton-Watson issu de  $N$  individus et muni de la loi de reproduction  $\mu_N$ , que l'on note  $Z^{(N)}$ . Ce processus est renormalisé et accéléré de la façon suivante :

$$\left( \frac{1}{N} Z_{[\gamma_N t]}^{(N)} : t \geq 0 \right)$$

avec  $N, \gamma_N \rightarrow \infty$ . On parle alors de limite d'échelle.

Lamperti [L67a, L67b] a établi que les limites d'échelles de processus de Galton-Watson donnaient exactement les processus de branchement à espace et temps continu. Ces derniers sont définis comme les processus de Markov càdlàg  $Z$  qui vérifient la propriété de branchement :

$$Z^{z+\tilde{z}} = Z^z + \tilde{Z}^{\tilde{z}} \quad \text{p.s.} \quad z, \tilde{z} \in [0, \infty),$$

où  $Z$  et  $\tilde{Z}$  sont deux processus indépendants et de même loi. Pour cela, Lamperti voit les CSBP comme transformée de processus de Lévy, via un changement de temps. Cette approche a été généralisée, notamment au cas avec immigration [CGU13]. Son extension aux cas d'environnements fluctuants pose diverses difficultés que nous espérons aborder dans de futurs projets. Elles renvoient notamment à l'extension au cadre multitype amorcée par Loïc Chaumont.

Dans la même veine, Grimwall [G74] donne une condition nécessaire et suffisante pour la convergence de processus de Galton-Watson renormalisés, grâce à des tableaux triangulaires. Ces convergences peuvent être reliées à la convergence d'un triplet caractéristique de la loi de reproduction du processus de Galton-Watson. Elles permettent de les voir en terme de moyenne, moment d'ordre deux et queue de distribution de la loi de reproduction  $\mu_N$ . On consultera par exemple le chapitre 7 de [JS03] ou le chapitre 13 de [K02] relatifs aux processus à accroissements indépendants et aux lois infiniment divisibles. Nous expliciterons et étendrons au cadre non-homogène cette approche dans le chapitre 3.1.

Silverstein [S67] caractérise les CSBP via leur exposant de Laplace. Cela permet notamment d'obtenir les théorèmes limites habituels, en particulier des critères d'explosion, d'extinction et d'absorption [G74, L08]. La propriété de branchement assure que le processus  $Z$  satisfait

$$\mathbb{E}(\exp(-\lambda Z_t) | Z_0 = z) = \exp(-zu(t, \lambda)) \quad (1.3)$$

pour une fonction  $u(t, \lambda)$ . Silverstein montre que  $u$  est l'unique solution de l'EDO

$$\frac{\partial}{\partial t} u(t, \lambda) = \psi(u(t, \lambda)), \quad u(0, \lambda) = \lambda$$

où

$$\psi(\lambda) = \alpha\lambda - \beta\lambda^2 + \int_0^\infty (1 - \exp(-\lambda x) - \lambda x/(1+x^2))\nu(dx)$$

avec  $\beta \geq 0$  et  $\nu$  une mesure sur  $[0, \infty)$  telle que  $\int_0^\infty x^2/(1+x^2)\nu(dx) < \infty$ .

Nous étendrons cette caractérisation à l'environnement fluctuant ou aléatoire dans le chapitre 3.

Une classe de CSBP particulière va nous intéresser pour son rôle en modélisation. Elle contient l'ensemble des CSBP continus et apparaît comme (la seule) limite d'échelle de processus de Galton-Watson dont le moment d'ordre deux est dominé. Le processus est alors caractérisé par l'équation différentielle stochastique

$$Z_t = Z_0 + \int_0^t g Z_s ds + \int_0^t \sqrt{2\sigma^2 Z_s} dB_s, \quad t \geq 0.$$

que l'on appelle diffusion de Feller. Le coefficient  $g$  est un taux de croissance Malthusienne de la population, tandis que  $\sigma$  traduit la stochasticité démographique. Un terme de saut supplémentaire doit être ajouté pour obtenir la classe générale des CSBP. Il correspond à des événements de grande reproduction.

**Prise en compte des fluctuations de l'environnement.** Si l'environnement fluctue continûment au cours du temps, une généralisation naturelle de l'EDS précédente est donnée par

$$Z_t = Z_0 + \int_0^t g_s Z_s ds + \int_0^t \sqrt{2\sigma_s^2 Z_s} dB_s, \quad t \geq 0.$$

Mais les effets de l'environnement peuvent être plus chaotiques ou brutaux. On pense aux extinctions massives comme celles provoquées par une sécheresse, un gel, une éruption volcanique, une chute météoritique... Nous parlerons de catastrophes et modéliseront leur impact par la mort d'une fraction de la population, potentiellement proche de 1, instantanément. Pour des motivations en écologie, on pourra consulter [HMN94, S11]. De plus, des phénomènes d'aggrégation pour certaines espèces peuvent être à l'origine de sauts positifs. Nous renvoyons au chapitre 12 dans [DGC08] pour des explications adaptatives ou à [Ral13] qui montre un cas chez des parasites qui veulent accroître leur transmission. On détaillera le cas de catastrophes arrivant de façon poissonnienne au chapitre 3.2.

Prendre en compte à la fois de petites variations de l'environnement et des aspects plus brutaux amène à considérer des classes plus générales de CSBP en environnement fluctuant ou aléatoire. Ainsi les travaux de Kurtz [K78] puis Borovkov [B02] font apparaître des processus de branchement en environnement aléatoire associés à l'EDS :

$$Z_t = Z_0 + \int_0^t Z_s dX_s + \int_0^t \sqrt{2Z_s} dM_s, \quad t \geq 0,$$

où  $X_s$  est une semi-martingale et  $M_s$  une martingale de crochet continue. Le cas particulier où l'environnement  $X_s$  suit un mouvement Brownien et  $M_s$  est aussi un mouvement Brownien indépendant correspondant à la stochasticité démographique a reçu une attention particulière [BH12, H11]. Tout comme le cas où  $X_s$  est un Lévy à variations finies, dont les sauts donnent l'effet des catastrophes [7].

Pour de tels processus, une expression explicite de l'exposant de Laplace peut être donnée. Dans le chapitre 3, nous aborderons l'existence et l'étude de tels processus en incluant le terme de saut supplémentaire déjà évoqué pour les CSBP. Nous verrons que les CSBP en environnement fluctuant présentent des comportements nouveaux à la fois par rapport aux CSBP en environnement fixe ou par rapport aux processus de branchement en environnement aléatoire à espace discret. Le fait que le processus puisse s'éteindre alors qu'il tend en moyenne vers l'infini et possède des régimes d'extinction

différents est lié à l'environnement aléatoire. Le fait que le processus puisse tendre vers 0 sans être absorbé est dû à l'espace continu. Des phénomènes de goulots ("bottlenecks" dans le cas explosif) ou d'oscillation entre 0 et  $\infty$  (dans le cas critique) seront mis en évidence respectivement dans les chapitres 3.1 et 3.2. Ils demandent à la fois un environnement variable et un espace d'état continu.

### 1.3 Déplacements, reproductions et interactions d'espèces

Nous considérons maintenant des dynamiques de population qui peuvent mêler le déplacement et la reproduction. Les modèles s'étendent à des problématiques plus larges. En particulier ils peuvent prendre en compte des phénotypes ou génotypes différents. Dans un premier temps, nous négligerons les interactions entre les individus. Elles seront simplement abordées à la fin de cette section pour mentionner des travaux récents ou des projets en cours, ainsi que dans le dernier chapitre.

Différentes structures et échelles spatiales peuvent nous intéresser pour la modélisation en écologie. Dans un premier temps, nous verrons la structure spatiale comme une collection d'habitats où les animaux peuvent vivre et se reproduire, avec une probabilité de passer d'un habitat à un autre pendant leur vie. Fondamentalement, ces habitats seront en nombre fini. Par exemple, si on regarde la structure interne d'un habitat ou si la taille de l'habitat est grande devant le déplacement que peut faire l'animal dans sa vie, d'autres modèles spatiaux avec un nombre infini de localités ou états peuvent être à considérer. C'est une des raisons pour lesquelles, dans un second temps, nous nous intéresserons à des processus de branchement à une infinité de types ou des chaînes de Markov branchantes. Nous considérerons ainsi des modèles de reproduction-dispersion sur des espaces plus gros, potentiellement continus. Pour obtenir des résultats sur les questions qui nous intéressent, nous aurons besoin de propriétés d'ergodicité ou de mélange dans la dynamique de déplacement, comme dans la Section I.1.

Enfin, nous nous intéresserons aux déplacements même des animaux, ongulés et carnivores en particulier. L'échelle de temps sera alors beaucoup plus courte, de l'ordre de la minute pour une fenêtre de temps globale de l'ordre du mois ou de l'année. Comment modéliser les déplacements de façon pertinente pour les motivations écologiques que nous avons en tête ? Quels résultats mathématiques peut-on espérer ? Nous donnerons ici quelques débuts de réponses et perspectives.

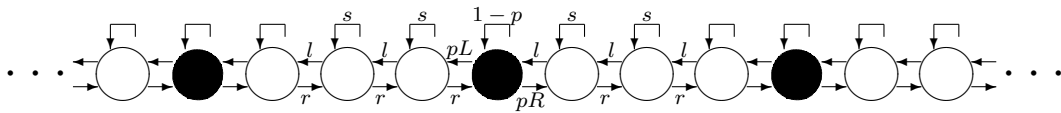
#### Métapopulations sur un graphe

Nous considérons ici un premier modèle de reproduction et dispersion de populations. Les individus sont répartis dans des habitats de qualité différente, connectés entre eux de façons diverses. Les différences de qualité entre les habitats peuvent provenir de paramètres abiotiques comme les précipitations, la température, l'altitude, la richesse du sol... ou de paramètres biotiques liées aux ressources, à la prédation... Quand la structure spatiale est explicite, on parle de *métapopulations* [HGB97]. La simple question de savoir si la population va survivre pose déjà des difficultés sur un plan mathématique, même si l'on néglige les interactions. On s'intéresse également en écologie à la répartition de la population en temps long et à son évolution en cas de changements environnementaux. Ces questions sont aussi liées à la façon dont l'activité humaine perturbe les populations en modifiant la structure des habitats. En particulier, elles sont motivées par des

problématiques d'aménagement du territoire pour favoriser les populations, par exemple la construction de réserves ou de passages pertinents.

Dans un premier temps, la dynamique individuelle sera donc indépendante de la densité. Une telle hypothèse est limitante, surtout pour de grandes populations. Mais elle permet déjà d'aborder les questions de persistance d'une espèce ou d'invasion d'un mutant de façon pertinente. Elle constitue en outre une étape clé avant l'extension des résultats à des modèles plus complexes.

Les cas intéressants sur un plan mathématique sont ceux qui mélangent des habitats de bonne qualité appelés *sources* et des habitats de mauvaise qualité appelés *puits*. Plus précisément, les sources sont des habitats où la population peut se développer si elle y reste, tandis que les puits sont des habitats où elle s'éteindrait. On parle alors de systèmes "sources puits" [D96, H85, P88]. Un exemple classique est donné ci-dessous par des corridors de puits (en blanc) connectant des sources (en noir), avec une représentation des transitions possibles et de leur probabilité à l'aide de flèches :



Dans la modélisation, la mortalité due aux transitions d'un habitat vers un autre sera intégrée à la dynamique de naissance et mort interne à l'habitat. Autrement dit, un individu qui aurait dû mourir dans une transition ne naîtra pas. Ainsi, on est ramené à un modèle à temps discret représentant des générations successives. Chaque individu se reproduit indépendamment des autres puis chacun de ses descendants se déplace ou reste dans son habitat indépendamment des autres, avant de se reproduire à nouveau, etc. Dans un environnement fixe en temps et dans un ensemble d'habitats  $I$ , le modèle est ainsi décrit par les paramètres

$$m_i, \quad d_{ij}, \quad (i, j) \in I^2$$

où  $m_i$  est le nombre moyen d'enfants par individu vivant dans l'habitat  $i$  et  $d_{ij}$  la probabilité pour un individu d'aller de l'habitat  $i$  à l'habitat  $j$ . La qualité d'un habitat se lit dans la valeur du paramètre  $m_i$ .

Citons deux modèles proches évoluant en temps et espace continus, décrits par des systèmes d'EDS. Dans un cadre linéaire, [ERSS12] regarde le comportement en temps long pour une métapopulation dont la dynamique est donnée par un système d'EDS. La thèse de Clément Fabre prend en compte différents types d'individus et leurs interactions. Le modèle considéré ici est un processus de branchement multitype. En environnement constant, le comportement du processus est bien connu [AN04, HJV] mais les résultats ne sont pas forcément adaptés aux questions qui nous occupent. De plus, les techniques utilisées s'adaptent a priori mal à l'environnement variable ou aléatoire.

Dans [10], nous interprétons le critère de persistance de la population et son taux de croissance en fonction de la qualité des habitats et de la dynamique de dispersion sur le graphe  $I$  des habitats. Pour cela, nous considérons la marche aléatoire de transition  $(d_{ij})_{i,j \in I}$  sur le graphe  $I$ , c'est à dire la chaîne de Markov  $X$  sur  $I$  de noyau

$$\mathbb{P}(X_{n+1} = j | X_n = i) = d_{ij} \quad (i, j) \in I^2.$$



Grâce à une propriété de régénération sur l'arbre de la population, nous montrons que la population survit avec probabilité positive si et seulement si

$$m_1 \mathbb{E} \left( \prod_{n=1}^{T-1} m_{X_n} \right) > 1.$$

où  $T$  est le temps de retour dans l'habitat 1, quand on en est issu :

$$T := \min\{n \geq 1 : X_n = 1\}.$$

Dans certains cas, cette formule donne rapidement un critère explicite, comme par exemple pour les corridors représentés dans la figure précédente.

En utilisant les fonctionnelles multiplicatives de grandes déviations d'une chaîne de Markov, on peut préciser le taux de croissance de la population et la fraction du temps passé dans chaque habitat par un individu pris en un temps grand. Ces quantités sont caractérisées par la valeur du maximum d'une fonctionnelle  $R(f) - I(f)$  et les fractions  $f = (f_i : i \in I)$  qui le réalisent. Plus précisément,

$$\mathcal{F} = \{(f_i : i \in I) : f_i \geq 0, \sum_{i \in I} f_i = 1\}$$

est l'espace des fréquences indexées par les habitats,

$$R(f) := \sum_{i \in I} f_i \log(m_i)$$

est le gain démographique pour la population à fréquenter l'habitat  $i$  pendant une fraction  $f_i$  du temps. Enfin,

$$I(f) := \sup \left\{ \sum_i f_i \log(v_i / (vD)_i) : v \gg 0 \right\},$$

est le coût en terme de dispersion pour obtenir cette fraction  $f_i$  passée dans l'habitat  $i$ . Le taux de croissance  $\rho$  de la population et la fréquence d'occupation  $\varphi$  des habitats pour la majorité des individus sont alors donnés en temps long par

$$\log(\rho) = \sup\{R(f) - I(f) : f \in \mathcal{F}\} = R(\varphi) - I(\varphi).$$

Ces résultats donnent une expression naturelle de la valeur propre maximale de Perron Frobenius  $\rho$  en terme de trade-off entre la reproduction qui favorise les bons habitats et la dispersion qui favorise les bonnes connections ou disons les transitions les plus probables. Elle s'étend directement au cas d'environnements périodiques en temps. Nous verrons aussi comment généraliser l'expression du taux de croissance à un espace d'état infini ou des environnements aléatoires dans le chapitre 5.1, voir également [10, 3].

Un phénomène intéressant se produit lorsque l'environnement varie. C'est une des motivations de ces études. Une population peut survivre dans des habitats constitués seulement de puits, c'est à dire que le fait de connecter les habitats permet la survie de la population alors que chaque population irait à l'extinction séparément. On consultera en particulier [JY98] sur cette question, avec un modèle à espace continu totalement mélangeant, impliquant d'autres échelles de temps et une renormalisation des tailles

de populations, ou [ERSS12] déjà mentionné. Une question naturelle est alors de savoir comment optimiser sa loi de reproduction ou ses déplacements dans un environnement fluctuant. Nous avons considéré ce type de questions dans [13] pour des problèmes proches. Il s'agit là de l'effet de la variété des phénotypes (ou des habitats) dans une dynamique de population en environnement fluctuant.

De nombreuses questions restent à traiter. En particulier, dans [10], nous considérons des graphes infinis avec des propriétés particulières. Ainsi, la propriété de transitivité permet de se ramener à un graphe fini. D'autres classes de graphes infinis sont motivés par la modélisation en écologie, en particulier par des dynamiques de migration ou d'invasion. Par ailleurs, les modèles de métapopulations sur des graphes aléatoires restent à explorer. Enfin, la prise en compte des interactions au sein des habitats est une question fondamentale d'un point de vue de l'écologie. Elle pose de nombreuses difficultés mathématiques.

Pour ces différentes questions, les liens avec les modèles déterministes associés, systèmes dynamiques ou EDP, apparaissant en grande population pourront être d'une grande aide, voir par exemple [A03]. Ces questions sont l'objet de la thèse d'Etienne Adam, qui est en codirection avec Jean-René Chazottes.

## Dynamiques de reproduction-dispersion

Nous nous intéressons maintenant à un espace de localisation plus grand, qui va pouvoir être infini. Par exemple on peut penser à la dynamique de reproduction-dispersion d'une plante asexuée sur une île que l'on modélise par un compact de  $\mathbb{R}^2$ . On s'attend alors à une propriété de récurrence de la chaîne de Markov, voire d'ergodicité si l'on décompose l'espace en composantes irréductibles. Cela renvoie aux techniques de marches branchantes déjà évoquées dans la dernière partie du Chapitre 1.1 et traitées dans les Chapitres 4 et 5.

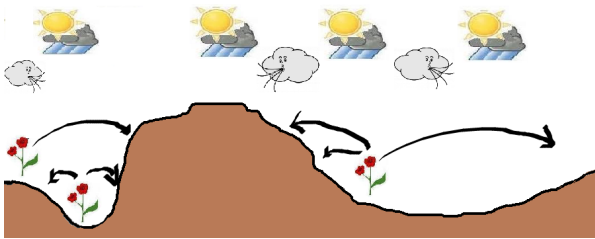
Pour modéliser des invasions ou migrations, nous voudrions modéliser l'espace par un sous ensemble non borné de  $\mathbb{R}^2$ . Lorsque le domaine est non compact et que le déplacement n'est pas ramené sur un compact, grâce à une fonctionnelle de Lyapounov par exemple, le problème devient a priori différent. On cherche en particulier des théorèmes centraux limites et les vitesses des particules extrêmes, qui permettent d'utiliser les techniques déjà mentionnées en renormalisant la marche branchante. On renvoie également aux chapitres 4 et 5 pour des résultats dans cette veine.

Un cadre en particulier a été finement étudié dans la littérature depuis les travaux pionniers de Biggins [B77a, B77b, B79, B90]. Il s'agit de l'espace  $\mathbb{R}^d$ , quand le déplacement est une variable indépendante et identiquement distribuée à chaque génération. Le modèle en temps discret est alors une marche aléatoire branchante et son analogue en temps continu un mouvement Brownien branchant. Les questions de récurrence et transience [M08], de survie et croissance [GMPV10, CP07, CY11], les théorèmes centraux limites [Y08, N11] ou les grandes déviations [HL11b] ont été étendues aux marches aléatoires branchantes dans des environnements aléatoires en temps et/ou en espace.

Une de nos motivations est de comprendre et d'étudier plus généralement ces dynamiques de reproduction et dispersion dans des environnements variables en temps et inhomogènes en espace. Les résultats seront présentés en deux parties.

Dans le chapitre 4, la généalogie de la population peut être aléatoire, branchante ou non, ce qui peut permettre de prendre en compte l'effet de la limitation des ressources en champ moyen. Mais cette généalogie est donnée a priori, elle n'est pas affectée par la dy-

namique du déplacement des individus, ce qui correspond à une hypothèse de *neutralité*. D'un point de vue de la modélisation, cela signifie que la qualité des habitats peut fluctuer en temps, mais elle ne doit pas dépendre des différentes positions. Les paramètres de déplacement peuvent quant à eux dépendre du temps comme de la position.

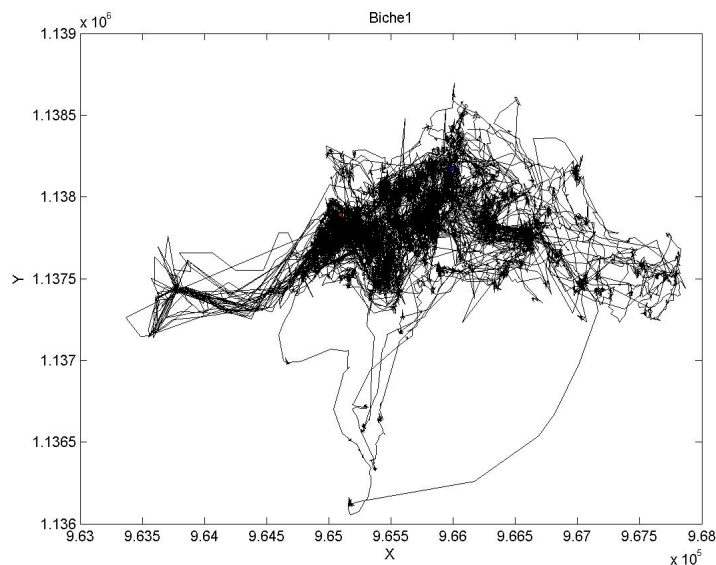


Par exemple, pour une dynamique de plantes, l'ensoleillement ou l'humidité peuvent varier en temps mais doivent être homogènes sur tout l'espace. Les paramètres liés au vent, au relief ... peuvent quant à eux être inhomogènes en espace.

Dans le chapitre 5, la généalogie de la population suivra un processus de branchement. Mais cette fois les positions pourront influencer les événements de reproduction. Il s'agira donc d'un processus de branchement multitype, généralisant les processus à nombre de type fini utilisés dans les métapopulations. L'obtention de résultats généraux est plus délicate. On renvoie au chapitre 5.1 pour le taux de croissance de la population et au chapitre 5.2 pour des lois des grands nombres sur la répartition des individus, avec des applications par exemple sous des conditions de type Doebelin. Une nouvelle question que l'on pourra aborder au chapitre 5.3 en modifiant un peu les techniques est la question des densités locales d'individus et en particulier la position des individus extrêmes.

### Modélisation des déplacements d'animaux

Nous cherchons maintenant à modéliser le déplacement même des animaux sur des espaces relativement grands. Nous ne nous intéressons pas aux effets de meutes mais à la dynamique ponctuelle d'un animal. Plus précisément, nous travaillons à partir de données GPS pour des biches, des mouflons et des ours obtenues dans le cadre d'une convention avec l'ONFS, Organisme National de la Chasse et de la Faune Sauvage. Pour les biches en particulier, les relevés sont nombreux : localisation toutes les 15 minutes environ sur quasiment une année pour 5 biches. Voici Zora :



Nous avons aussi acquis récemment des relevés GPS de rennes de Sogn og Fjordane en Norvège, grâce à des échanges entamés avec Atle Mysterud à Oslo. Les localisations sont un peu moins fréquentes mais sont réalisées simultanément sur l'ensemble des rennes d'une région. Elles présentent en particulier un intérêt pour prendre en compte les interactions. Enfin, mis à part les ongulés et les ours, les carnivores (loups, coyotes, lynx...) ont été particulièrement bien étudiés, citons [ML06] comme référence sur le sujet en modélisation avec des EDP.

Avec le développement de la technologie GPS, les relevés GPS d'animaux sont de plus en plus précis et peuvent être obtenus de plus en plus facilement. La batterie et la précision augmentent et cette dernière est déjà de l'ordre de quelques mètres. Restera le "coût" de pose du GPS sur l'animal, en évitant de trop le perturber. La question devient "que faire de tous ces relevés et comment traiter ces données intelligemment?". Dans nos recherches avec Geoffroy Berthelot, Clément Calenge, Carl Graham ou Atle Mysterud, deux questions en particulier nous motivent :

- Comment obtenir des informations sur le comportement et les règles de déplacements et d'interactions d'une espèce à partir des relevés GPS d'individus ? Par exemple, les animaux ont-ils tendance à éviter certains milieux ? Comment le quantifier ? Ont-ils tendance à préférer des trajets qu'ils ont déjà suivis et à quel point ? Comment leur comportement est-il sensible aux moments de la journée ? Ont-ils tendance à s'attirer ou à se repousser entre individus d'une même espèce ?
- Peut-on obtenir des lois de passage en des points de l'espace ? Peut-on maîtriser les problèmes de comptages multiples lors de recensements, ou au contraire évaluer le nombre d'animaux non observés ?

A ces motivations liées à l'étude du comportement et aux problèmes de recensements s'ajoutent les problématiques venant de l'épidémiologie pour comprendre la propagation de certaines maladies par les animaux sauvages. Ce type de questions fait écho en probabilité, notamment dans la théorie du potentiel pour les marches aléatoires [LL10] ou les diffusions, ou dans les marches aléatoires avec renforcement.

*Modélisation.* Pour ces différentes questions, une modélisation mathématique pertinente est fondamentale. Elle n'a pas forcément besoin de refléter précisément le déplacement d'un animal, ce qui d'ailleurs semble hors d'atteinte pour l'instant. Mais elle se veut un bon moyen d'aborder les questions mentionnées ci-dessus, et ce à différentes échelles temporelles et spatiales. Un aller et retour entre le modèle et les données est indispensable pour voir à quel point c'est le cas, mais aussi pour cerner au mieux les obstacles rencontrés.

Le modèle mathématique se veut aussi fondé sur des hypothèses biologiques liées au comportement des espèces en question. Il en va de sa légitimité face à des choix qui peuvent paraître arbitraires, et de sa pertinence pour le traitement des questions mentionnées, en particulier l'étude du comportement de l'animal et l'estimation des paramètres associés. Concrètement, sous sa forme générale le modèle mathématique va prendre en compte :

- Un terme de *diffusion* qui correspond à un déplacement "purement aléatoire" de l'animal. Il se traduira ici par une marche aléatoire simple en temps discret, et un mouvement Brownien en temps continu.
- Un terme d'*attraction* du foyer : le mouvement de l'animal n'est pas isotrope et reste confiné à un domaine vital. L'animal a en effet tendance à revenir vers un foyer qui correspond à une zone préférentielle, bien connue, sûre, ou riche en nourriture...

On renvoie à [ML06] pour cet aspect de modélisation chez les carnivores. Ce terme interviendra comme un biais dans la marche aléatoire discrète et dans le terme de drift de l'équation différentielle stochastique en temps continu.

- Un terme d'*inertie*. Le déplacement n'est pas indépendant des mouvements précédents. L'animal tend en effet à suivre un mouvement dans la continuité de son déplacement. En particulier, ce phénomène est mis en évidence dans des phases exploratoires, correspondant à des périodes actives de la journée. Citons aussi [Mal04] pour une étude des angles successifs entre les mouvements et le travail sur les biches abordés au chapitre 6.2. Ce terme se verra comme une corrélation dans la marche aléatoire et cette corrélation apparaîtra dans les termes de la diffusion qui dépendront de la trajectoire passée. On renvoie d'ailleurs à [GLM13] pour des discussions sur la mémoire dans le déplacement de l'animal. Ajoutons un effet de *renforcement* dans le déplacement, c'est à dire une tendance à préférer un chemin déjà emprunté. Ces aspects sont clairement visibles sur les données des biches de l'ONCFS. Ces modèles ont été beaucoup étudiés pour les marches aléatoires.

- Une *inhomogénéité temporelle et spatiale* est à prendre en compte, dans la mesure du possible. L'animal est plus actif durant certaines périodes de la journée que d'autres, en particulier à l'aube et au coucher du soleil pour les ongulés. Ces inhomogénéités se traduisent par une dépendance en temps ou en espace des paramètres de la marche aléatoire ou de la diffusion. Certaines parties de l'espace sont répulsives, voire inaccessibles, d'autres au contraire attractives du fait de nourriture ou de la possibilité pour l'animal de s'y cacher. Ce dernier aspect de la modélisation est pour l'instant largement simplifié.

Les termes d'*interactions* peuvent être importants et leur effet est peu connu. S'agit-il d'attraction ou de répulsion, d'une interaction passive par marquage du territoire ou dynamique lorsque les animaux se rencontrent ? Le marquage du territoire chez les carnivores est bien étudié, citons encore [ML06] et les références qui y sont données pour une approche EDP.

Prendre en compte finement l'ensemble de ces éléments est pour l'instant hors de portée pour nous. Mais dégager les termes importants pour certaines espèces ou certains milieux, comprendre de premiers modèles simplifiés avant de les complexifier ou les utiliser comme modèle nul, mettre en évidence des classes d'objets mathématiques pour lesquels des résultats généraux sont possibles... font l'objet de travaux actuels.

### Prise en compte des interactions

Nous avons déjà mentionné l'importance de la prise en compte des interactions et des limitations de ressources dans les modèles de division cellulaire, de métapopulations ou des déplacements (voir ci-dessus). Les parasites de la cellule du Chapitre 1.1 pouvaient ainsi être soumis à une limitation des ressources dans la cellule ou bien influencer la division cellulaire, mais les parasites ne pouvaient pas passer d'une cellule à l'autre. Prendre en compte ces interactions fait partie des extensions difficiles du modèle, mais très motivées. Lorsque la population de cellules devient grande, les approximations par des EDP ou des EDPS offrent une voie d'exploration mathématique. D'autres modèles à tailles de population constante, comme ceux inspirés des modèles de Moran, peuvent être envisagés.

Plus généralement, de nombreuses nouvelles questions se posent à propos des dynamiques de populations, que ce soit pour un environnement fixe ou fluctuant, pour un

seul type d'individu ou pour des processus multitypes comme les métapopulations. La façon dont la compétition joue sur la dynamique de la population avec de très grands effectifs nous a intéressés dans un travail récent avec Sylvie Méléard et Mathieu Richard [1]. Nous avons considéré des processus de naissances et morts, avec des taux respectifs  $\lambda_x, \mu_x$  quand l'effectif de la population vaut  $x$ . Nous supposons que le taux de mort devient plus grand que le taux de naissance en grande population, avec une limite du quotient strictement plus petite que 1, de façon à prendre en compte la compétition. Dans ce premier travail, nous considérons le cas où le processus descend de l'infini, c'est-à-dire qu'il revient dans les compacts pour une population initiale arbitrairement grande. Nous avons étudié la façon dont le processus descend de l'infini : à quelle vitesse et avec quelles fluctuations cette descente se produit, avec quelle probabilité peut-il descendre anormalement vite... Nous démontrons ainsi que la taille  $X_t$  de la population vérifie pour des temps courts, en partant d'un nombre infini d'individu :

$$X_t/v(t) \xrightarrow{t \rightarrow 0} 1$$

presque sûrement ou en probabilité, avec  $v(t)$  qui peut être identifié à la solution de l'équation différentielle associée à la dynamique déterministe, lorsque le taux de mort a des variations régulières et que le taux de naissance est négligeable :

$$v'(t) = f(v(t)), \quad \text{où} \quad f(x) = \lambda_x - \mu_x \sim \mu_x.$$

Plus généralement, deux régimes apparaissent pour les temps d'atteinte d'entiers, dépendant de la vitesse à laquelle la descente de l'infini se fait. Grâce à ce type de résultats, nous pouvons évaluer la probabilité de dévier de cette vitesse et mieux comprendre la dynamique d'une population évoluant dans une compétition fluctuante. En particulier, nous quantifions le temps de compétition minimale menant presque sûrement à l'extinction. Ce travail sera présenté rapidement au chapitre 6.1.

## 1.4 Synthèse des travaux et perspectives

Entre 2006 et 2009, j'ai travaillé à l'Université Paris 6 (UPMC) et au laboratoire d'écologie de l'ENS, dans le cadre d'une thèse sous la direction de Jean Bertoin et Amaury Lambert. Durant cette période, j'ai étudié un modèle de stockage de données, proche des files d'attente, utilisant des processus Ponctuel de Poisson et des processus de Lévy pour décrire un recouvrement aléatoire de la droite réelle [18, 20]. L'autre sujet sur lequel j'ai travaillé est l'étude d'un modèle d'infection cellulaire, profitant des échanges avec l'équipe de F. Taddei à l'hôpital Necker, notamment G. Paul et A. Lindler. La multiplication du parasite suivant un processus de Galton-Watson à l'intérieur d'une cellule subissant une division binaire donne ainsi un modèle riche de "branchement à l'intérieur d'un branchement", étudié dans [19]. Cette étude repose sur l'utilisation des processus de branchement en environnement aléatoire apparaissant dans une lignée et les propriétés de la généalogie sous-jacente des parasites. La prise en compte d'une contamination aléatoire extérieure peut rendre les processus de branchement en environnement aléatoire sous-critiques récurrents positifs et permet une étude directe du modèle, faite dans [17] en s'appuyant sur une loi des grands nombres obtenue par Julien Guyon [G07].

Depuis 2009, j'ai rejoint le CMAP à l'École Polytechnique, dans l'équipe de Modélisation de l'évolution du vivant, menée par Sylvie Méléard. Les modèles d'infection cellulaire ont motivé différentes questions liées aux événements rares des processus de branchement en environnement aléatoire. Une seconde motivation pour l'étude de ces processus est venue des problématiques en écologie liées aux effets des stochasticités démographiques en dynamique des populations, notamment à travers des discussions avec Thomas Tully à l'ENS. Cela m'a amené à travailler sur la vitesse d'extinction ainsi que les limites de Yaglom ou lois quasistationnaires [16] pour des processus sous-critiques. Plus récemment, nous avons considéré ces questions sur une nouvelle classe de processus de branchement sous-critiques avec Vladimir Vatutin [4]. Les problèmes de grandes déviations avaient été peu étudiés dans le cas général pour ces processus. Nous les avons explorés dans un premier travail avec Julien Berestycki, où le lien avec les grandes déviations de la marche aléatoire et le rôle de la stochasticité environnementale sont mis en évidence [15]. Dans une collaboration prolongée avec Christian Boeinghoff, nous avons travaillé sur les grandes déviations supérieures [11] et inférieures [9] sous des conditions générales. Nous avons aussi considéré les événements rares où le processus surcritique survit en temps long sans exploser [8]. J'en profite pour remercier chaleureusement Christian Boeinghoff, Götz Kerting et Anton Wakolbinger pour leur hospitalité au cours de mes visites régulières à Francfort depuis 2009, qui ont toujours été très intéressantes et fructueuses. Pour ces questions d'événements rares en environnement aléatoire, différents régimes apparaissent dans les cas surcritique ou sous-critique, ce qui contraste avec les processus de Galton-Watson. Nous traiterons ces questions au chapitre 2. Un certain nombre de questions dans ces thèmes restent ouvertes, en particulier la description fine des arbres conditionnés à des événements rares ou l'extension au cadre multitype.

Un autre thème que j'ai cherché à développer est l'étude en temps long de processus indexés par des généalogies. Aux motivations venant des questions de modélisation en division cellulaire, comme les problèmes d'infection ou d'âge, se sont ajoutées des questions liées aux modèles de reproduction-dispersion et d'évolution en écologie. Nous avons travaillé avec Viet Chi Tran [14] sur un modèle particulier de diffusion de Feller branchante. Les problématiques sont proches mais les résultats qualitatifs et quantitatifs diffèrent sensiblement du modèle analogue discret étudié [19], tout comme une partie des outils utilisés. Nous avons étudiés plus généralement les processus de Markov le long de généalogies avec Jean-François Delmas, Laurence Marsalle et Viet Chi Tran [12], en considérant néanmoins un taux de branchement constant. Récemment nous avons pris en compte l'inhomogénéité temporelle dans ces modèles au cours du postdoctorat de Chunmao Huang [5]. Nous traiterons de ces questions au chapitre 4. Motivés par de nouvelles problématiques en écologie ou en biologie expliquées en I.3, nous avons considéré des processus de branchement multitype dans des travaux en collaboration avec Amaury Lambert [10], Clément Dombry et Christian Mazza [13]. Les questions relatives au taux de croissance et aux proportions d'individus d'un type donné ont été considérées plus généralement ensuite dans [3], ainsi que de nouveaux résultats portant sur les densités locales et les individus extrêmes. Ces résultats font l'objet du chapitre 5.

Les modèles précédents en temps continu ont donné des exemples de processus de branchement en temps et espace continu (CSBP), en environnement aléatoire. Leurs comportements présentent des différences à la fois avec les CSBP (en environnement

constant) et les processus de branchement en environnement aléatoire (à espace discret). Cela a fait partie des motivations pour les étudier, avec la volonté de comprendre les limites d'échelle de processus de Galton-Watson non-homogènes. Nous avons effectué de premiers travaux avec Florian Simatos [6], Juan Carlos Pardo Millan et Charline Smadi [7]. Nous les poursuivons actuellement. La construction et l'étude en temps long de ces processus restent largement ouvertes. Nous reviendrons sur cela au chapitre 3.

De nombreuses questions en modélisation, notamment en écologie, amènent à prendre en compte les interactions et la limitation des ressources. Celles-ci posent de nouvelles difficultés mathématiques en cassant la propriété de branchement des processus et la linéarité des opérateurs. Les liens avec des objets déterministes en grandes populations ou plus généralement des notions de systèmes dynamiques ou d'EDP peuvent être utiles pour l'étude des processus. C'est le type de problèmes qui m'intéresse particulièrement depuis quelques temps et sur lesquels je souhaite travailler dans les années à venir. Un aperçu est donné dans le chapitre 6. Ainsi, la prise en compte de la compétition pour de grandes populations et l'étude fine de la décroissance de son effectif ont été l'objet d'un premier travail avec Sylvie Méléard et Mathieu Richard [1]. Nous nous concentrons ici sur les processus de naissance et mort descendant de l'infini et nous présentons de premières applications à des modèles avec une compétition inhomogène en temps. Dans une même veine, les modèles stochastiques individus centrés et leur approximation en grandes populations font l'objet de discussions et de projets avec Sylvain Billiard et Jean-René Chazottes. Nous cherchons notamment à prendre en compte les interactions proies-prédateurs ou plantes-pollinisateurs. J'aimerais aussi travailler sur des modèles intégrant dispersion et compétition ou bien branchement et coalescence.

Nous avons commencé à travailler sur des modèles pour le déplacement d'animaux, motivés par l'acquisition de nombreuses données GPS. Ce projet mêle simulations, statistiques et probabilités, avec différents collaborateurs : Geoffroy Berthelot qui est informaticien, Clément Calenge biostatisticien et Carl Graham mathématicien. Pour l'instant, l'étude s'est concentrée sur la mise en place d'un modèle pertinent, et ce à différentes échelles, de marches aléatoires biaisées corrélées [21]. Le modèle est évalué sur sa capacité à estimer le comportement de l'animal et les questions de recensement de la population. Il ouvre la voie à différentes recherches mathématiques portant sur les limites d'échelles, l'étude de lois stationnaires, la théorie du potentiel ou du renforcement de tels processus. Pour clore la liste des recherches entamées, mentionnons un travail en cours avec Alain Camanès sur l'étude de systèmes de particules en interaction en fonction de la distance de leur plus proche voisin. Ces systèmes de particules sont liés à des processus de Galton-Watson avec immigration et vieillissement et des modèles de polling. J'espère enfin avancer également dans l'étude de structures aléatoires apparaissant dans les échantillonnages, notamment en génétique des populations.



## 1.5 Summary of the Introduction in english and bibliography

Between 2006 and 2009, I was a PhD student at the University Paris 6 (UPMC) and the laboratory of ecology of the ENS, under the supervision of Jean Bertoin and Amaury Lambert. I studied a model for data storage, which was linked to queuing systems. It used Poisson point processes and Lévy processes to describe the covering of the real line [18, 20]. Another issue was the study of a cell model for parasite infection. It was influenced by experiments and discussions with biologists of Hôpital Necker, in particular G. Paul and A. Lindler. The multiplication of the parasite followed a Galton-Watson process, inside cells undergoing binary division. It yields a rich model of “branching within branching” studied in [19]. In particular, several regimes appear when considering the numbers of infected cells for large times : In the supercritical

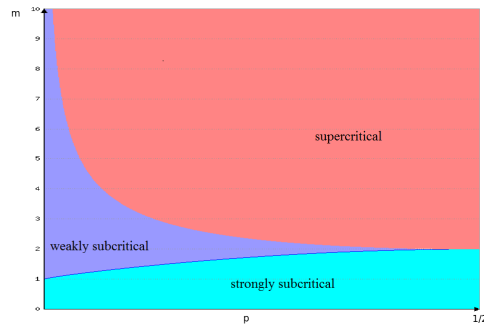


FIGURE 1.6 – Cell infection regimes for the number of infected cells

regime (red), the number of infected cells is about the total number of cells. In the strongly subcritical regime (sky blue), the number of infected cells is of the order of the number of parasites. In the weakly subcritical regime (dark blue), a new asymptotic behavior holds. The regimes above and the study of the model are based on the use of branching processes in random environment. These processes appear when counting the number of parasites in a cell line of the population. The proofs also use the underlying genealogy of the parasites.

We have then taken into account the contamination of parasites coming from outside the cell population yield along the cell line a branching process in random environment with immigration. The study of the model [17] (see figure below) then relies on results of Julien Guyon [G07] for ergodic Markov chains along binary trees.

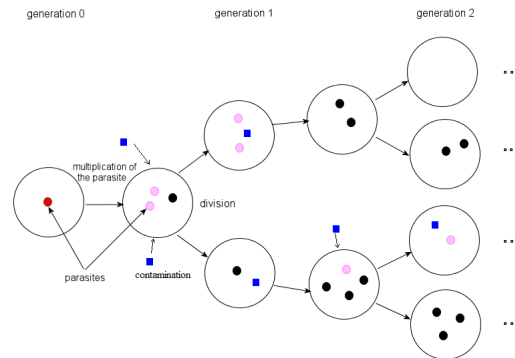


FIGURE 1.7 – Cell division model with parasite infection and contamination.

Since 2009, I have joined the CMAP in Ecole Polytechnique among the team “Models for the evolution of life”, headed by Sylvie Méléard. The cell models evoked above had motivated several issues about branching processes in random environment. A second motivation for the study of these processes came from the role of environmental and demographical stochasticities in population dynamics, more particularly due to the discussions with Thomas Tully at ENS. Thus, I first considered the survival event in the subcritical case, more specifically the role of the initial size of the population and the quasistationary distributions [16]. More recently, I have worked with Vladimir Vatutin on a class of subcritical processes [4] which let new asymptotic behaviors appear.

The large deviations problems were not studied in the general case. We explored these issues in a first work with Julien Berestycki, which put in light the role of demographical and environmental stochasticity [15]. This work focused on lower large deviations when survival is a.s. and the convergence of the conditional convergence was obtained (Fig. 1.8). Christian Boeinghoff and Götz Kersting [BK10] have obtained similar results for upper large deviations when the tail of the reproduction law is geometrically bounded. In a prolonged collaboration with Christian Boeinghoff, we have investigated the upper large deviations [11] and the lower large deviations [9] under general conditions. We have also considered the rare events when the process survives without going to infinity for large times, in the supercritical case [8]. At this occasion, I wish to thank Christian Boeinghoff, Götz Kersting and Anton Wakolbinger for their hospitality during my regular visits in Frankfurt since 2009, which were always interesting and fruitful. For the asymptotic results on the rare events in random environment, different regimes appear, which contrast with the Galton-Watson framework. Moreover the environmental and demographical stochasticities may be combined to achieve rare events (Fig. 1.8). We deal with these issues in Chapter 2. Several related problems remain open, in particular the detailed description of the trees conditioned on the rare events.

Another topic I have developed is the asymptotic study of processes indexed by genealogies. Motivations came from models for cell division such as cell infection models mentioned above and cellular aging. New questions arised from ecology, in particular from reproduction-dispersion models and from evolution. Viet Chi Tran and I [14] have worked on a branching Feller diffusion. The model was related to the discrete time process for cell infection [19] but the results were quantitatively and

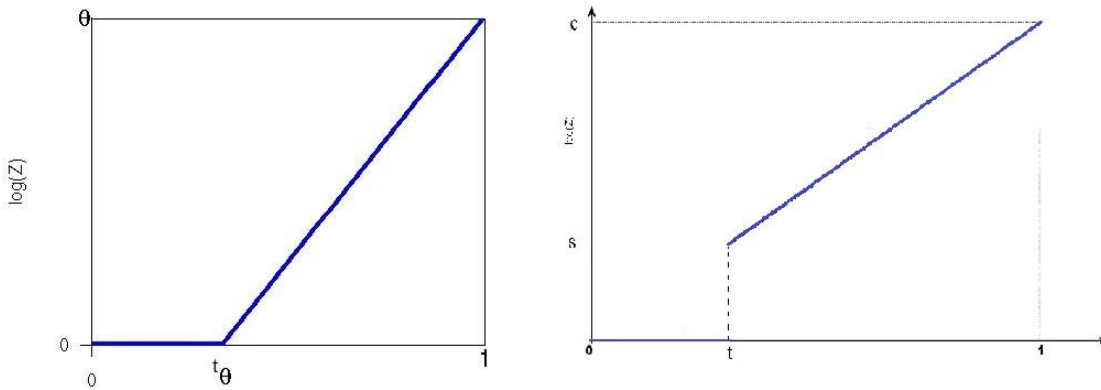


FIGURE 1.8 – Trajectories associated with (resp.) lower and upper large deviations.

qualitatively different (see Fig. 1.9), so as the tools involved. In a collaboration with

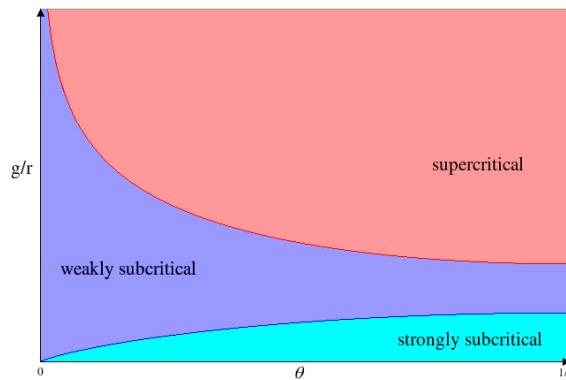


FIGURE 1.9 – Asymptotic regimes for the number of infected cells in branching Feller diffusion

Jean-François Delmas, Laurence Marsalle and Viet Chi Tran [12], we then studied more generally Markov processes evolving along genealogies. In this work, we focused on a constant branching rate. Recently, we have taken into account time inhomogeneity in such models with Chunmao Huang [5]. We will discuss these issues in Chapter 4. The biological motivations lead also us to consider multitype branching processes. With Amaury Lambert [10], we worked on metapopulations and provided new expression for the survival and the growth rate in these models. In [13], we investigate the time varying environment framework with Clément Dombry and Christian Mazza. In this vein, more general results and new results have been obtained [3]. In particular, the number of individuals may be infinite in this work and local densities are given. Such results allow to handle the rough asymptotic behavior of extremal individuals. The results are gathered in Chapter 5.

The continuous time models have given examples of branching processes in continuous time and space (CSBP) and random environment. Their behavior show qualitative

differences both with CSBP in a fixed environment and branching processes in random environment (in discrete time and space). This was part of the motivation for their study, so as the willingness to describe the scaling limits of non-homogeneous Galton-Watson processes. I have worked on this topic with Florian Simatos [6], Juan Carlos Pardo Millan and Charline Smadi [7] and we are pursuing. The construction and the long time behavior of these processes remain widely open in the general framework. We are dealing with these questions in Chapter 3.

Many questions arising from biology and ecology lead to take into account the interactions and resources limitations. New mathematical difficulties arise since the branching property and the linearity of the associated operators do not hold any longer. The links between such stochastic models and their deterministic counterpart (dynamical systems or PDE) appearing for large populations give some tools to understand their long time behavior. I have begun to work on such problems and I plan to dedicate more time to these topics. A glimpse is given in Chapter 6.

Thus, in a recent collaboration with Sylvie Méléard and Mathieu Richard [1], we provide a precise description of the effect of the competition for large populations for birth and death processes. More precisely, we give the speed of coming down from infinity for these processes and other related results. It allows us to quantify the minimal competition rate leading to a.s. extinction in varying environment. In a same vein, we are considering the large populations limits of general classes of individual based model. They are motivated in particular by the prey-predator and plant-pollinator interactions. These works have started recently thanks to discussions with Sylvain Billiard, who is a biologist and Jean-René Chazottes. I also would like to work on models for competition and dispersion, such as branching and coalescing processes.

We have started a project dealing with models for the animal motion. This work relies on numerous GPS data and has two objectives. First, we want to develop statistical tools for the analysis of the animal behavior. Second, we aim at improving or inventing census methods. This project combine ecology and informatics, statistics and probability. It relies on a collaboration with Geoffroy Berthelot, Clément Calenge and Carl Graham. Up to now, we have focused on the construction of a biased correlated random walk which may be relevant for different time scales [21]. Much work remains, in particular it raises various mathematical issues such as scaling limits, stationary distribution, potential theory and reinforcement of such processes.

Finally, I mention a work in progress with Alain Camanès. It deals with the study of interacting particle systems, when the interaction is a function of the distance to the closest neighbor on its right. They are linked to Galton-Watson process with immigration and aging, so as polling systems. As a last comment, I add that I hope to work on composition structures appearing in various sampling issues.

# Bibliographie

- [1] How do birth and death processes come down from infinity ? (2013), with S. Méléard and M. Richard. *Preprint* available on Arxiv.
- [2] Random walk with heavy tail and negative drift conditioned by its minimum and final values (2013), with V. Vatutin. *Preprint* available on Arxiv.
- [3] Ancestral lineages and limit theorems for branching Markov chains (2013). *Preprint* available on Arxiv.
- [4] On the survival of a class of subcritical branching processes in random environment (2013), with V. Vatutin. *Preprint* available on Arxiv.
- [5] Law of large numbers for some Markov chains along non-homogeneous genealogies (2013), with C. Huang. *Preprint* available on Arxiv.
- [6] On the scaling limit of Galton-Watson processes in varying environment (2013), with F. Simatos. *Preprint* available on Arxiv.
- [7] On the extinction of Continuous State Branching Processes with catastrophes (2013), with J. C. Pardo Millan and C. Smadi. *Preprint* available on Arxiv.
  
- [8] Small positive values for supercritical Branching Processes in Random Environment (2012), with C. Boeinghoff. To appear in *Ann. Inst. Henri Poincaré Prob. Stat.*
- [9] Lower large deviations for supercritical branching processes in random environment (2012), with C. Boeinghoff. To appear in the *Proc. of Steklov Institute of Mathematics*.
- [10] New approaches of source-sink metapopulations decoupling the roles of demography and dispersal (2012), with A. Lambert. To appear in *Theor. Pop. Biology*.
- [11] Upper large deviations for Branching Processes in Random Environment with heavy tails (2012), with C. Boeinghoff. *Electron. J. Probab.* 16 1900-1933.
- [12] Limit theorems for Markov processes indexed by supercritical Galton-Watson tree (2011), with J-F. Delmas, L. Marsalle, V. C. Tran. *Ann. Appl. Probab.* 2011, Vol. 21, No. 6, 2263-2314.
- [13] Phenotypic diversity and population growth in fluctuating environment : a MBPRE approach (2011), with C. Dombry and C. Mazza. *Adv. Appl. Probab.*, Vol. 43, No 2, 2011, 375-398.
- [14] Branching Feller diffusion for cell division with parasite infection (2010), with V. C. Tran. *ALEA*, Vol. 8, 81-127.
- [15] Large deviations for Branching Processes in Random Environment (2010), with J. Berestycki. *Markov Process. Related Fields.* 15 493-524.

- [16] Survival particles for subcritical branching processes in random environment (2009). *Stoch. Proc. Appl.* , Volume 119, Number 8, 2436-2464.
- [17] Cell contamination and branching process in random environment with immigration (2009). *Adv. Appl. Probab.*, Volume 41, Number 4.
- [18] On a model for the storage of files on a hardware : Statistics at a fixed time and asymptotic regimes (2008). *Journal of Probab. and Stat.* Vol. 2009, Article ID 586751, 24 pages.
- [19] Proliferating parasites in dividing cells : Kimmel's branching model revisited (2008). *Ann. Appl. Prob.* Vol. 18, No. 3, 967-996.
- [20] On a model for the storage of files on a hardware : Evolution of a typical data block (2007). *Journal of Appl. Probab.*, Volume 44, Number 4, 901-927.
  
- [21] Biased correlated random walk for animal motion (2013), with G. Berthelot and C. Calenge. *First version* available via <http://www.cmap.polytechnique.fr/ban-saye/BBC.pdf>.
- [22] Session MAS : probabilités et biologie (2013), with J.-F. Delmas, O. Hénard, P. Vallois, L. Yuan. *To appear in Proc. SMAI*.
- [23] Les différentes échelles de l'évolution (2013), with S. Méléard and A. Véber. *MA-TAPLI* Num. 100 (2013).
- [24] Bus line queuing systems and Galton-Watson process with aging, with Alain Camanès. *In preparation*.

## Chapitre 2

# Rare events and branching processes in random environment

Branching processes in random environment (BPRE) have been introduced in Chapter 1.2. Several motivations in biology and ecology have been described. In this Chapter, we assume that the environments  $\mathcal{E}_n$  are i.i.d for  $n = 0, 1, \dots$ . Let us denote by  $Q_e$  the offspring distribution in the environment  $e$ ,  $N^e$  the random variable associated with and

$$f_e(s) := \mathbb{E}(s^{N^e}), \quad m(e) := \mathbb{E}(N^e) = f'_e(1)$$

respectively their probability generating function and their mean.

We consider the BPRE  $Z$  defined recursively for  $n \geq 0$  as follows. Conditionally on  $\mathcal{E}_n = e$ ,

$$Z_{n+1} = \sum_{i=1}^{Z_n} N_{i,n}$$

where  $(N_{i,n} : i \geq 0)$  are i.i.d. random variable distributed as  $N^e$ . A key role is played by the random walk associated to the environments

$$S_n = \sum_{i=0}^{n-1} \log m(\mathcal{E}_i).$$

Indeed, we recall that  $\mathbb{E}(Z_n | \mathcal{E}_0, \dots, \mathcal{E}_{n-1}) = \exp(S_n)$  a.s.

To simplify the notation, we assume in the whole chapter that  $\mathbb{E}(\log m(\mathcal{E}))$  is well defined. The process  $Z$  is *subcritical* when  $\mathbb{E}(\log m(\mathcal{E}))$  is negative, then it becomes extincted a.s. in finite time [AK71a]. The process is *critical* if  $\mathbb{E}(\log m(\mathcal{E})) = 0$ , then it becomes extincted a.s. in finite time except in the degenerated case when it is a.s. constant. Finally, when  $\mathbb{E}(\log m(\mathcal{E})) > 0$  the process is *supercritical* : it survives with positive probability and then tends to  $+\infty$ .

As explained in the introduction, the rare events of the branching process  $Z$  are deeply linked to the rate function of the random walk

$$\Lambda(\theta) := \sup_{\lambda \in \mathbb{R}} \{ \lambda \theta - \log(\mathbb{E}[m(\mathcal{E})^\lambda]) \}. \quad (2.1)$$

The results we gather here come from the following articles, coming from joint works with J. Berestycki, C. Boeinghoff and V. Vatutin : [16, 4] for the first Section about the

survival event in the subcritical regime, [8] for the second one dealing with the event when the process reaches a small positive value for a large time in the supercritical regime, [15, 11, 9] for the large deviations described in the last Section.

When the population size equals  $k$ , the associated probability is denoted by  $\mathbb{P}_k(\cdot) := \mathbb{P}(\cdot | Z_0 = k)$ . For convenience, we note  $\mathbb{P}(\cdot)$  when the initial population is equal to 1.

## 2.1 Survival in the subcritical regime and quasistationary distribution

In this section, we focus on the subcritical case  $\mathbb{E}(\log m(\mathcal{E})) < 0$ . In the first part, we work with the classical assumption  $\mathbb{E}(m(\mathcal{E}) \log m(\mathcal{E})) < \infty$  and specify the role of the initial size of the population. We also describe the environment conditioned on the survival of the process and mention some results on the Yaglom distribution and the  $Q$ -process. In the second part, we consider the asymptotical survival probability and prove the Yaglom convergence when  $\mathbb{E}(m(\mathcal{E})) = \infty, \mathbb{P}(m(\mathcal{E}) < \infty) = 1$ .

### 2.1.1 Subcritical regimes with $\mathbb{E}(m(\mathcal{E}) \log m(\mathcal{E})) < \infty$

We start by recalling some known results for subcritical BPRE. Note that  $s \in \mathbb{R}^+ \mapsto \mathbb{E}(m(\mathcal{E})^s)$  is a convex function and define  $\gamma$  and  $\alpha$  in  $[0, 1]$  by

$$\gamma := \inf_{\theta \in [0, 1]} \{ \mathbb{E}(m(\mathcal{E})^\theta) \} = \mathbb{E}(m(\mathcal{E})^\alpha). \quad (2.2)$$

We observe that  $0 < \gamma < 1$ ,  $\gamma \leq \mathbb{E}(m(\mathcal{E}))$ , and

$$\gamma = \mathbb{E}(m(\mathcal{E})) \Leftrightarrow \mathbb{E}(m(\mathcal{E}) \log m(\mathcal{E})) \leq 0 \Leftrightarrow \alpha = 1.$$

We are distinguishing the three following subcritical regimes, which are established in [GKV03].

- ★ The *strongly subcritical* case (SS), where  $\mathbb{E}(m(\mathcal{E}) \log m(\mathcal{E})) < 0$ . We assume further that

$$\mathbb{E}(Z_1 \log^+(Z_1)) < \infty.$$

Then there exist  $c, \alpha_k > 0$  such that, as  $n \rightarrow \infty$  :

$$\mathbb{P}_k(Z_n > 0) \sim c \alpha_k \mathbb{E}(m(\mathcal{E}))^n, \quad \alpha_1 = 1.$$

- ★ The *intermediate subcritical* case (IS), where  $\mathbb{E}(m(\mathcal{E}) \log m(\mathcal{E})) = 0$ . We assume further

$$\mathbb{E}(m(\mathcal{E}) \log^2(m(\mathcal{E}))) < \infty, \quad \mathbb{E}([1 + \log^-(m(\mathcal{E}))] f''_{\mathcal{E}}(1)) < \infty.$$

Then there exist  $c, \alpha_k > 0$  such that as  $n \rightarrow \infty$  :

$$\mathbb{P}_k(Z_n > 0) \sim c \alpha_k n^{-1/2} \mathbb{E}(m(\mathcal{E}))^n, \quad \alpha_1 = 1.$$

- ★ The *weakly subcritical* case (WS), where  $0 < \mathbb{E}(m(\mathcal{E}) \log m(\mathcal{E})) < \infty$ . We assume further that

$$\mathbb{E}(f''_{\mathcal{E}}(1)/m(\mathcal{E})^{1-\alpha}) < \infty, \quad \mathbb{E}(f''_{\mathcal{E}}(1)/m(\mathcal{E})^{2-\alpha}) < \infty.$$

Then there exist  $c, \alpha_k > 0$  such that as  $n \rightarrow \infty$  :

$$\mathbb{P}_k(Z_n > 0) \sim c \alpha_k n^{-3/2} \gamma^n, \quad \alpha_1 = 1.$$



We refer to [V04] for asymptotic probabilities with a weaker hypothesis in the (IS) case and to the next section for the case  $\mathbb{E}(m(\mathcal{E})) = \infty$ .

We focus first on the value of  $\alpha_k$ , which is defined above and is characterized by

$$\alpha_k = \lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}_k(Z_n > 0) / \mathbb{P}_1(Z_n > 0).$$

**Theorem 1.** *In the (SS+IS) case, for every  $k \in \mathbb{N}$ ,  $\alpha_k = k$ .*

*In the (WS) case,  $\alpha_k \rightarrow \infty$  as  $k \rightarrow \infty$  and there exists  $M_+ > 0$  such that*

$$\alpha_k \leq M_+ k^\alpha \log(k), \quad (k \geq 2),$$

where  $\alpha \in (0, 1)$  is given by (2.2).

Assuming further that  $\mathbb{E}(\sqrt{m(\mathcal{E})} \log m(\mathcal{E})) > 0$  and that  $f_{\mathcal{E}}''(1)/m(\mathcal{E})$  is bounded, then there exists  $M_- > 0$  such that

$$\alpha_k \geq M_- k^\alpha \log(k), \quad (k \in \mathbb{N}).$$

The assumption  $\mathbb{E}(m(\mathcal{E})^{1/2} \log m(\mathcal{E})) > 0$  means that  $\alpha < 1/2$ . One may conjecture that the last result still holds for  $1/2 \leq \alpha < 1$ . The proof uses the linear fractional case where, conditionally on the environments, the survival probability is a functional of the random walk  $S$ . The conclusion relies then on a control of local times of a random walk with negative drift conditioned to be larger than  $x < 0$ , which allows to conclude (only) for  $\alpha < 1/2$ .

We turn now our attention to the number of individuals in generation  $n$  that survive when we condition on the survival of the whole population in generation  $n$  and let  $n \rightarrow \infty$ . More precisely, denote by  $N_n$  the number of individuals in generation 0 whose descendance is alive at generation  $n$ .

**Proposition 2.** *In the (SS+IS) case, for every  $k \geq 1$ ,*

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}_k(N_n > 1 \mid Z_n > 0) = 0.$$

*In the (WS) case, for every  $k \geq 1$ ,*

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}_k(N_n = k \mid Z_n > 0) > 0.$$

Thus, for (SS+IS) BPRE, conditionally on the survival of the population, only one initial individual survives and the most recent common ancestor is recent, as for Galton-Watson processes. But for (WS) BPRE, several initial individuals survive with positive probability, so that the most recent common ancestor may be in the first generation. Forthcoming Theorem 3 gives an interpretation of this property in terms of selection of favorable environments by conditioning on non-extinction.

We consider now the quenched survival probability

$$p(\mathcal{E}_0, \dots, \mathcal{E}_{n-1}) := \mathbb{P}_1(Z_n > 0 \mid \mathcal{E}_0, \dots, \mathcal{E}_{n-1}) \quad \text{a.s.}$$

In the subcritical case,  $p(\mathcal{E}_0, \dots, \mathcal{E}_{n-1}) \rightarrow 0$  *a.s.* as  $n \rightarrow \infty$  and the environment are *a.s.* subcritical. In the (SS+IS) case, conditioning on the survival of the population does not change the fact that the environment are subcritical. But it does in the (WS) case, as we can guess from Proposition 2. Then the environment conditioned on survival becomes supercritical *a.s.* Coming back to the model of plants in random weather described in the Introduction, it means that the survival of the population in the (SS+IS) case is due to the exceptional reproduction of plants (despite the weather), whereas in the (WS) case it is due to nice weather (and regular reproduction of plants).

More precisely, we prove that in the (WS) case, the sequence of environments which are selected by conditioning on  $Z_n > 0$  have *a.s.* a positive survival probability. Thus, they are 'supercritical'. In [BGK04], the authors had already noticed this supercritical behavior of the BPRE  $(Z_n)_{n \in \mathbb{N}}$  in the (WS) case by giving an analog of the Kesten-Stigum theorem.

**Theorem 3.** *In the (SS+IS) cases, for all  $k \geq 1$ ,  $\epsilon > 0$ ,*

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}_k(p(\mathcal{E}_0, \dots, \mathcal{E}_{n-1}) \geq \epsilon \mid Z_n > 0) = 0.$$

*In the (WS) case, for every  $k \geq 1$ ,*

$$\liminf_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}_k(p(\mathcal{E}_0, \dots, \mathcal{E}_{n-1}) \geq \epsilon \mid Z_n > 0) \xrightarrow{\epsilon \rightarrow 0^+} 1.$$

Finally, in Theorem 7 [16], we provide a functional equation satisfied by the Yaglom limit of  $Z$ . The BPRE  $Z_n$  starting from  $k$  and conditioned to be positive converges in distribution as  $n \rightarrow \infty$  to a r.v.  $\Upsilon_k$ , whose probability generating function  $G_k$  verifies

$$\mathbb{E}(G_k(f_{\mathcal{E}}(s))) = \gamma G_k(s) + 1 - \gamma \quad (0 \leq s \leq 1).$$

The uniqueness of this equation in the (SS+IS) regimes can be obtained easily from the previous result or by a contraction principle. The (WS) is more involved and is a work in progress. Finally, in Proposition 8 [16], we give an expression of the process  $Z$  conditioned to survive for all times, which is called  $Q$ -process. This latter explodes in the (WS)-case.

### 2.1.2 Conditioning random walks with heavy tails and survival event when $\mathbb{E}(m(\mathcal{E})) = \infty$

We assume here that

**Assumption A.** The distribution of  $\log m(\mathcal{E})$  has density

$$p(x) = \frac{l_0(x)}{x^{\beta+1}} e^{-\rho x}, \quad (2.3)$$

for  $x$  large enough, where  $l_0(x)$  is a function slowly varying at infinity,  $\beta > 2$ ,  $\rho \in (0, 1)$  and, in addition,

$$\mathbb{E}[m(\mathcal{E})^\rho \log m(\mathcal{E})] < 0. \quad (2.4)$$

We note that the case  $\rho \geq 1$  is handled in the previous Section and the asymptotic behavior in the case  $\rho = 0$  can be found in [VZ12]. We further assume that the sequence of conditional probability measures

$$\mathbb{P}^{[m]}(\cdot) = \mathbb{P}(\cdot \mid m(\mathcal{E}) = m)$$

is well defined for  $m \rightarrow \infty$  under Assumption A. In [4], we provide several examples when this assumption and forthcoming Assumption B are valid.

Denote by  $\mathfrak{L} = \{\mathcal{L}\}$  the set of all proper probability measures  $\mathcal{L}$  of nonnegative random variables. Our next condition concerns the behavior of the measures  $\mathbb{P}^{[m]}$  as  $m \rightarrow \infty$ :

**Assumption B.** There exists a probability measure  $\mathbb{P}^*$  on  $\mathfrak{L}$  such that, as  $m \rightarrow \infty$ ,

$$\mathbb{P}^{[m]} \Longrightarrow \mathbb{P}^*,$$

where the symbol  $\Longrightarrow$  stands for the weak convergence of measures.

Now setting

$$a = -\frac{\mathbb{E}(\log(m(\mathcal{E}))m(\mathcal{E})^\rho)}{\mathbb{E}(m(\mathcal{E})^\rho)} > 0,$$

we are ready to formulate the first main result.

**Theorem 4.** *If*

$$\mathbb{E}[-\log(1 - Q_{\mathcal{E}}(0))] < \infty, \quad \mathbb{E}\left[\sum_{k \geq 1} Q_{\mathcal{E}}(k) k \log k / m(\mathcal{E})\right] < \infty \quad (2.5)$$

and the Assumptions A and B are valid, then there exists a constant  $C_0 > 0$  such that, as  $n \rightarrow \infty$ ,

$$\mathbb{P}(Z_n > 0) \sim C_0 \rho [\mathbb{E}(m(\mathcal{E})^\rho)]^n \frac{l_0(n)}{(an)^{\beta+1}}.$$

Our second result is a Yaglom-type conditional limit theorem.

**Theorem 5.** *Under the conditions of Theorem 4,*

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{E}[s^{Z_n} \mid Z_n > 0] = \Omega(s),$$

where  $\Omega(s)$  is the probability generating function of a proper nondegenerate random variable on  $\mathbb{Z}_+$ .

For the proof, we introduce a new probability measure  $\mathbf{P}$ . Under this new probability measure,  $S$  has drift  $-a < 0$  and the heavy tail distribution of its increments has polynomial decay  $\beta$ .

$$[\mathbb{E}(m(\mathcal{E})^\rho)]^n \mathbf{E}[e^{-\rho S_n} \mathbf{P}(Z_n > 0 \mid \mathfrak{e})] \approx \text{const} \times [\mathbb{E}(m(\mathcal{E})^\rho)]^n \mathbf{P}(L_n \geq 0, S_n \leq N)$$

where  $L_n$  is the minimum of the random walk up to time  $n$  and  $N$  is (large but) fixed. We then need to show that

$$\mathbf{P}(L_n \geq 0, S_n \leq N) \approx \text{const} \times \mathbf{P}(S_1 \in [an - M\sqrt{n}, an + M\sqrt{n}], S_n \in [0, 1])$$

for  $n$  large enough to derive the result from central limit theorem. The proof relies on a fine study of the random walk  $S$  under  $\mathbf{P}$  conditioned on  $\{L_n \geq 0, S_n \leq N\}$ . This study of random walk with heavy tails results in the forthcoming decomposition Theorem 6.

It will be convenient to write  $\mathbf{1}_n$  for the  $n$ -dimensional vector whose coordinates are all equal to 1 and set  $\mathbf{S}_{j,n} = (S_j, S_{j+1}, \dots, S_n)$  if  $j \leq n$  with  $\mathbf{S}_n = \mathbf{S}_{0,n}$  and  $\mathbf{S}_{n,0} = (S_n, S_{n-1}, \dots, S_0)$ . Similar notation will be used for nonrandom vectors. Say,  $\mathbf{s}_{n,0} = (s_n, s_{n-1}, \dots, s_0)$ .

We note that Durrett [D80] has obtained scaled limit results of such a negative random walk with heavy tails but conditionally on the minimum value only. Here the additional condition on the final value modifies the size of the big jump and we can provide a non scaled decomposition of the asymptotic conditional path.

For the next statement, we assume that  $X$  is random variable with negative mean, finite second moment and heavy tails. More precisely, for any  $\Delta > 0$ ,

$$\mathbf{P}(X \in (x, x + \Delta)) = \Delta \frac{l(x)}{x^{\beta+1}} (1 + o(1)) \quad (2.6)$$

as  $x \rightarrow \infty$ , where  $l(x)$  is a function slowly varying at infinity.

**Theorem 6.** *Under (2.6), for all  $x > 0$  and  $T \in \mathbb{R}$  there exists a sequence of numbers  $\pi_j = \pi_j(x) > 0$ ,  $\sum_{j \geq 0} \pi_j = 1$ , such that for each  $j$  the following properties hold :*

(i)  $\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbf{P}(X_j \geq an/2 | L_n \geq -x, S_n \leq T) = \pi_j$ ;

(ii) *For each measurable and bounded function  $F : \mathbb{R}^j \rightarrow \mathbb{R}$  and each family of measurable uniformly bounded functions  $F_n : \mathbb{R}^{n+1} \rightarrow \mathbb{R}$  such that*

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \sup_{n \in \mathbb{N}, \mathbf{s}_n \in \mathbb{R}^{n+1}} |F_n(\mathbf{s}_n + \varepsilon \mathbf{1}_{n+1}) - F_n(\mathbf{s}_n)| = 0,$$

*we have as  $n \rightarrow \infty$*

$$\begin{aligned} & \mathbf{E}[F(\mathbf{S}_{j-1}) F_{n-j}(\mathbf{S}_{j,n}) | L_n \geq -x, S_n \leq T, X_j \geq an/2] \\ & - \mathbf{E}[F(\mathbf{S}_{j-1}) | L_{j-1} \geq -x] \mathbf{E}_\mu [F_{n-j}(\mathbf{S}'_{n-j,0}) | L'_\infty \geq -x] \rightarrow 0, \end{aligned}$$

*where  $S'$  is a random walk with step  $-X$  and positive drift,  $L'_\infty$  is its global minimum and  $\mu$  is a probability measure given by :*

$$\mu(dy) = dy \mathbf{1}_{y \in [-x, T]} \mathbf{P}_y(L'_\infty \geq -x) \theta^{-1}, \quad \theta = \int_{-x}^T dy \mathbf{P}_y(L'_\infty \geq -x). \quad (2.7)$$

This theorem yields the decomposition of the trajectory of  $(S_i : i \leq n)$  conditioned by its minimum  $L_n$  and final value  $S_n$ . It says that conditionally on  $L_n \geq -x$  and  $S_n = s$ ,  $S$  jumps with probability  $\pi_j$  at some (finite) time  $j$ . Before this time,  $S$  is simply conditioned to be larger than  $-x$ . After this time, reversing the trajectory yields a random walk  $S'$  (with positive drift) conditioned to be larger than  $-x$ .

**Corollary 7.** *Let  $\varkappa = \inf\{j \geq 0 : X_j \geq an/2\}$ . Under  $\mathbf{P}$ , conditionally on  $L_n \geq -x$  and  $S_n \leq T$ ,  $\varkappa$  converges in distribution to a proper random variable on  $\mathbb{N}$  whose distribution  $(\pi_j : j \geq 0)$  is specified by*

$$\pi_j = \pi_j(x) = \frac{\mathbf{P}(L_j \geq x)}{\sum_{k \geq 0} \mathbf{P}(L_k \geq x)}$$

and

$$\frac{X_n - an}{\sqrt{n}}$$

converges in distribution to a centered Gaussian law with variance  $\sigma^2 = \text{Var}(X)$ .

## 2.2 Small positive values and most recent common ancestor

We work here in the supercritical case  $\mathbb{E}(\log m(\mathcal{E})) > 0$ . We specify the asymptotic behavior of  $\mathbb{P}_i(Z_n = j)$  for  $i, j \geq 1$ , which may depend both on  $i$  and  $j$ . One can first observe that some integers  $j$  cannot be reached by  $Z$  starting from  $i$  owing to the support of the offspring distribution.

The result below yields an expression of the rate of decrease  $\varrho$  of  $\mathbb{P}_i(Z_n = j)$  as  $n \rightarrow \infty$  for  $i, j \geq 1$  and suggests a trajectorial interpretation of the associated rare event  $\{Z_n = j\}$ . The second one provides general conditions to ensure that  $\varrho > 0$ . It also gives an upper bound of  $\varrho$ , which may be reached, in terms of the rate function of the random walk  $S$ . This bound corresponds to the environmental stochasticity, which means that the rare event  $\{Z_n = j\}$  is explained by rare environments. The next result yields an explicit expression of the rate  $\varrho$  in the case of linear fractional offspring distributions, where two supercritical regimes appear. The last corollary considers the most recent common ancestor of the population; a third regime is put in light at the borderline of the two previous ones.

Let  $f_{i,n}$  be the probability generating function of  $Z_n$  started in generation  $i \leq n$  :

$$f_{i,n} := f_{\mathcal{E}_i} \circ f_{\mathcal{E}_{i+1}} \circ \cdots \circ f_{\mathcal{E}_{n-1}}, \quad f_{n,n} = Id \quad \text{a.s.}$$

Let also

$$\mathcal{I} := \{j \geq 1 : \mathbb{P}(Q_{\mathcal{E}}(j) > 0, Q_{\mathcal{E}}(0) > 0) > 0\}$$

and define  $Cl(\mathcal{I})$  as the set of integers which can be reached from  $\mathcal{I}$  by the process  $Z$  :

$$Cl(\mathcal{I}) := \{k \geq 1 : \exists n \geq 0 \text{ and } j \in \mathcal{I} \text{ with } \mathbb{P}_j(Z_n = k) > 0\}.$$

We observe that if both  $\mathbb{P}(Q_{\mathcal{E}}(0) + Q_{\mathcal{E}}(1) < 1) > 0$  and  $\mathbb{P}(Q_{\mathcal{E}}(0) > 0, Q_{\mathcal{E}}(1) > 0) > 0$ , then  $Cl(\mathcal{I}) = \mathbb{N}$ .

We first note that the case without extinction  $\mathbb{P}_1(Z_1 = 0) = 0$  is easier. Indeed,  $Z$  is then nondecreasing and if  $\mathbb{P}_k(Z_l = j) > 0$  for some  $l \geq 0$ , we have

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \mathbb{P}_k(Z_n = j) = -\varrho_k, \quad \text{with } \varrho_k = -\log(\mathbb{E}(Q_{\mathcal{E}}(1)^k)).$$

We also observe that in the case  $\mathbb{P}_1(Z_1 = 1) = \mathbb{P}_1(Z_1 = 0) = 0$ , the branching process grows exponentially in almost every environment and the probability on the left-hand side is zero if  $n$  is large enough. Thus, let us now focus on the supercritical case with possible extinction, which ensures that  $\mathcal{I}$  is not empty. The expression of  $\rho$  is given below and used to get the other forthcoming results.

**Theorem 8.** *We assume that  $\mathbb{P}_1(Z_1 = 0) > 0$ . Then the following limits exist and coincide for all  $k, j \in Cl(\mathcal{I})$ ,*

$$\varrho := - \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \mathbb{P}_k(Z_n = j) = - \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \mathbb{E} \left[ Q_{\mathcal{E}_{n-1}}(z_0) f_{0,n}(0)^{z_0-1} \prod_{i=0}^{n-2} f'_{\mathcal{E}_i}(f_{i,n}(0)) \right]$$

where  $z_0$  is the smallest element of  $\mathcal{I}$ . The common limit  $\varrho$  belongs to  $[0, \infty)$ .

The right-hand side expression of  $\varrho$  corresponds to the event  $\{Z_n = j\}$  explained by a ‘‘spine structure’’. More precisely, one individual survives until generation  $n$  and gives birth to the  $j$  survivors in the very last generations, whereas the other subtrees become extinct. However, we are seeing in the linear fractional case (Corollary 10) that a multi-spine structure can also explain  $\{Z_n = j\}$  in the weak regime. Thus the optimal strategy is nontrivial and will here only be discussed in the linear fractional case.

The proof of Theorem 8 is easy if we consider the limit of  $\frac{1}{n} \log \mathbb{P}_1(Z_n = 1)$  as  $n \rightarrow \infty$ . In this case, a direct calculation of the first derivative of  $f_{0,n}$  yields the claim. However, the proof for the general case is more involved. Here, we use probabilistic arguments, which rely on a spine decomposition of the conditioned branching tree via Geiger construction. Let us also insist on the role of  $Cl(\mathcal{I})$ . First, we claim that

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \mathbb{P}_1(Z_n = i) \quad \text{and} \quad \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \mathbb{P}_1(Z_n = j)$$

may both exist and be finite for  $i \neq j$ , but have different values. Moreover, the case

$$-\infty < \limsup_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \mathbb{P}_k(Z_n = k) < \liminf_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \mathbb{P}_1(Z_n = k) < 0$$

with  $k > 1$  is also possible. Finally, we observe that in the Galton-Watson case,  $f_{\mathcal{E}}$  is constant and for every  $i \geq 0$ ,  $f_{\mathcal{E}_i} = f$  a.s. Then  $f_{i,n}(0)$  converges to the probability of extinction  $p_e$  and we recover the classical result for small positive values of supercritical Galton-Watson processes, see e.g. Chapter 11 in [AN04].

The results and remarks above could lead to the conjecture  $\varrho = -\log \mathbb{E}[f'_{\mathcal{E}}(p(f_{\mathcal{E}}))]$ , where  $p(f) = \inf\{s \in [0, 1] : f(s) = s\}$ . Roughly speaking, it would correspond to integrate the value obtained in the Galton-Watson case with respect to the environment. The two following results show that this is not true in general.

To prove that the probability of staying small but alive decays exponentially (i.e.  $\rho > 0$ ) requires some assumptions. To avoid too much technicalities, we are assuming that

**Assumption 1.** *There exists  $\varepsilon > 0$  such that  $Q_{\mathcal{E}}(0) < 1 - \varepsilon$  a.s. and  $\mathbb{E}[|\log m(\mathcal{E})|] < \infty$ .*

Similarly, to give an upper bound of  $\varrho$  in terms of the rate function of the random walk  $S$ , we require the following Assumption. The non-lattice condition is required for a functional limit result which is taken from [ABKV09], whereas the truncated moment assumption is classically used for lower bounds of the survival probability of BPREs.

**Assumption 2.** *We assume that  $S$  is non-lattice, i.e. for every  $r > 0$ ,  $\mathbb{P}(\log m(\mathcal{E}) \in r\mathbb{Z}) < 1$ .*

Moreover, there exist  $\varepsilon > 0$  and  $a \in \mathbb{N}$  such that for every  $x \in (0, 1)$ ,

$$\mathbb{E} \left[ \left( \log^+ \left( \sum_{y=a}^{\infty} y^2 Q_{\mathcal{E}}(y) / m(\mathcal{E})^2 \right) \right)^{2+\varepsilon} \middle| m(\mathcal{E}) > x \right] < \infty,$$

where  $\log^+ x := \log \max(x, 1)$ .

**Corollary 9.** *We assume that there exists  $s > 0$  such that  $\mathbb{E}[m(\mathcal{E})^{-s}] < \infty$ .*

(i) *If Assumption 1 is fulfilled, then  $\rho > 0$ .*

(ii) *If  $\mathbb{P}(m(\mathcal{E}) \geq 1) = 1$  or Assumption 2 holds, then*

$$\rho \leq -\log \inf_{\lambda \geq 0} \mathbb{E}[m(\mathcal{E})^\lambda] = \Lambda(0).$$

We note that the exponential moment assumption is equivalent to the existence of a proper rate function  $\Lambda$  for the lower deviations of  $S$ . The assumption  $\mathbb{P}(m(\mathcal{E}) \geq 1) = 1$  means that the environment are a.s. supercritical.

Now, we focus on the linear fractional case. We derive an explicit expression of  $\rho$  and describe the position of the most recent common ancestor of the population conditioned to be positive but small. We recall that a probability generating function of a random variable  $R$  is linear fractional (LF) if there exist positive real numbers  $m$  and  $b$  such that

$$f_{\mathcal{E}}(s) = 1 - \frac{1-s}{m^{-1} + bm^{-2}(1-s)/2},$$

where  $m = f'_{\mathcal{E}}(1)$  and  $b = f''_{\mathcal{E}}(1)$  are r.v. This family includes the probability generating function of geometric distributions, with  $b = 2m^2$ . More precisely, LF distributions are geometric laws with a second free parameter  $b$  which allows to change the probability of the event  $\{R = 0\}$ .

**Corollary 10.** *We assume that  $f$  is a.s. linear fractional,  $\mathbb{E}[|\log m(\mathcal{E})|] < \infty$ ,  $\mathbb{E}[\exp(2m(\mathcal{E}))/m(\mathcal{E})] < \infty$  and  $\mathbb{P}_1(Z_1 = 0) > 0$ .*

*We assume also that either  $\mathbb{P}(m(\mathcal{E}) \geq 1) = 1$  or Assumption 2 hold. Then*

$$\rho = \begin{cases} -\log \mathbb{E}[m(\mathcal{E})^{-1}] & , \text{ if } \mathbb{E}[\log(m(\mathcal{E}))/m(\mathcal{E})] \geq 0 \\ \Lambda(0) & , \text{ else} \end{cases} . \quad (2.8)$$

Let us now consider the age of the most recent common ancestor (MRCA) of the population conditionally on this rare event. That is the number of generations one has to go back in the past until all individuals in generation  $n$  have a single common ancestor. More precisely let  $A_k^n$  be the event when all the individuals in generation  $n$  are the descendant from the same individual in generation  $n - k$ . Then we define the age of the MRCA of the population in generation  $n$  as

$$MRCA_n := \min\{k = 1, 2, \dots, n \mid A_k^n \text{ holds}\}.$$

The case  $\mathbb{P}_1(Z_1 = 0) = 0$  is trivial, since extinction is not possible, so  $\mathbb{P}_2(MRCA_n = n \mid Z_n = 2) = 1$ . It is excluded in the statement below. Moreover, for the sake of simplicity, we restrict the study of the MRCA to starting from one individual and conditioning on  $Z_n = 2$ .

**Corollary 11.** *We make the same assumptions as in the previous corollary.*

(i) *If  $\mathbb{E}[\log(m(\mathcal{E}))/m(\mathcal{E})] < 0$ , then*

$$\liminf_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}_1(MRCA_n = n \mid Z_n = 2) > 0 \quad ; \quad \liminf_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}_1(MRCA_n = 1 \mid Z_n = 2) > 0.$$

(ii) *If  $\mathbb{E}[\log(m(\mathcal{E}))/m(\mathcal{E})] = 0$ , then for every sequence  $(x_n)_{n \in \mathbb{N}}$  such that  $x_n \in [1, n]$  for every  $n$ , we have*

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \mathbb{P}_1(MRCA_n = x_n \mid Z_n = 2) = 0.$$

Moreover, under the additional assumption  $\mathbb{E}[(N^\mathcal{E})^2] < \infty$ , there exist two positive finite constants  $c, C$  such that for every  $n \in \mathbb{N}$ ,

$$c \leq n \mathbb{P}_1(MRCA_n = n | Z_n = 2) \leq C$$

and if  $\mathbb{E}[Z_1^2 / (1 - Q_\mathcal{E}(0))^2] < \infty$ , then for every  $\delta \in (0, 1)$ , there exist two positive finite constants  $c', C'$  such that for every  $n \in \mathbb{N}$ ,

$$c' \leq n^{3/2} \mathbb{P}_1(MRCA_n = \lceil \delta n \rceil | Z_n = 2) \leq C'.$$

(iii) If  $\mathbb{E}[\log(m(\mathcal{E}))/m(\mathcal{E})] > 0$  and  $\mathbb{E}[m(\mathcal{E})^{-(1+s)}] < \infty$  for some  $s > 0$ , then for every  $\delta \in (0, 1]$ ,

$$\limsup_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \mathbb{P}_1(MRCA_n > \delta n | Z_n = 2) < 0.$$

## 2.3 Large deviations and trajectorial description

We are now considering the large deviations events of BPRE. Such questions have been considered from a long time for GW processes, see e.g. [A94, R00, NV04]. They are linked to the tail distributions and moments of the martingale limit  $W$  in the quenched case. The lower deviation is thus related to the tail distribution of  $W$  in 0, which have been finely studied [FW07, FW09]. It depends on whether  $\mathbb{P}(Z_1 \leq 1) > 0$  (*Schröder case*) or  $\mathbb{P}(Z_1 \leq 1) = 0$  (*Böttcher case*). In the random environment framework, we refer to [H92] for the tail distribution of  $W$  in 0 and to [HL11] for its harmonic moments. For the tail distribution of  $W$  in  $\infty$  and its moments, let us mention [GL01, HL10]. But the tail distribution of  $W$  does not yield the large deviation event for granted and some new phenomena appear when considering the annealed large deviation. In this vein, Kozlov has obtained fine results [K06, K10] for upper deviations in random environment. They are restricted to geometric distributions and particular domains of the parameters. Here we give less fine but more general results letting new behaviors appear. Their ecological interpretation can be found in Chapter 1.2 and the application to Kimmel's model is explained in Chapter 1.1.

### 2.3.1 Lower Large deviations

We work in this part in the classical supercritical framework.

**Assumption 3.** We assume that  $\mathbb{E}(\log m(\mathcal{E})) > 0$ ,

$$\mathbb{E}[Z_1 \log^+(Z_1)/m(\mathcal{E})] < \infty, \quad \text{and} \quad \mathbb{E}(\log(1 - Q_\mathcal{E}(0)) | \mathcal{E})) > -\infty.$$

Under this assumption, the martingale  $e^{-S_n} Z_n$  has a positive finite limit on the non-extinction event :

$$\lim_{n \rightarrow \infty} e^{-S_n} Z_n = W, \quad \mathbb{P}(W > 0) = \mathbb{P}(\forall n \in \mathbb{N} : Z_n > 0) > 0.$$

We assume also that a proper rate function  $\Lambda$  of the random walk  $S$  exists, i.e.

**Assumption 4.** There exists an  $s > 0$  such that  $\mathbb{E}[m(\mathcal{E})^{-s}] < \infty$ .

Finally, we are needing the following moment assumption



**Assumption 5.** For every  $\lambda > 0$ ,

$$\mathbb{E} \left[ \left( \frac{m(\mathcal{E})}{1 - Q_{\mathcal{E}}(0)} \right)^{\lambda} \right] < \infty.$$

We denote  $k_n \xrightarrow{\text{subexp}} \infty$  when  $k_n \rightarrow \infty$  but  $k_n / \exp(\theta n) \rightarrow 0$  for every  $\theta > 0$ , as  $n \rightarrow \infty$ .

We can now state the main results of this part, recalling from Chapter 2.2 that  $\varrho$  yields the exponential decay of the probability to reach small positive values and that  $Cl(\mathcal{I})$  is the set of integers which realize such an asymptotic. For that purpose, we introduce the following new rate function defined for  $\theta, x \geq 0$  and any nonnegative function  $H$

$$\chi(\theta, x, H) = \inf_{t \in [0,1]} \{tx + (1-t)H(\theta/(1-t))\},$$

with the convention  $0 \cdot \infty = 0$ .

**Theorem 12.** Under the Assumptions 3, 4 & 5, the following assertions hold for every  $\theta \in (0, \mathbb{E}(\log m(\mathcal{E}))]$ .

(i) If  $\mathbb{P}_1(Z_1 = 0) > 0$ , then for every  $i \in Cl(\mathcal{I})$ ,

$$\frac{1}{n} \log \mathbb{P}_i(1 \leq Z_n \leq e^{\theta n}) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} -\chi(\theta, \varrho, \Lambda).$$

Moreover,  $k_n \xrightarrow{\text{subexp}} \infty$  ensures that  $\frac{1}{n} \log \mathbb{P}_i(1 \leq Z_n \leq k_n) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} -\varrho$ .

(ii) If  $\mathbb{P}_1(Z_1 = 0) = 0$ , then for every  $i \geq 1$ ,

$$\frac{1}{n} \log \mathbb{P}_i(1 \leq Z_n \leq e^{\theta n}) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} -\chi(\theta, -\log \mathbb{E}[Q_{\mathcal{E}}(1)^i], \Lambda).$$

Moreover,  $k_n \xrightarrow{\text{subexp}} \infty$  ensures that  $\frac{1}{n} \log \mathbb{P}_i(1 \leq Z_n \leq k_n) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} \log \mathbb{E}[Q_{\mathcal{E}}(1)^i]$ .

This result yields the convergence of the process conditioned on the large deviation event to a deterministic function, as described in Figure 1.5 of Chapter I.2. This convergence hold in finite distribution. For a proof with uniform convergence in the case without extinction and bounded second moment of reproduction law, we refer to [15].

We now extend this result and get rid of Assumption 5. Besides, we refer to [9] for application to the linear fractional case, where the rate function is more explicit. So we now consider

**Assumption 6.** We assume that the random walk  $S$  is non-lattice, i.e. for every  $r > 0$ ,  $\mathbb{P}(\log m(\mathcal{E}) \in r\mathbb{Z}) < 1$ . Moreover, we assume that there exists a constant  $0 < d < \infty$  such that,

$$\mathbb{E}((N^{\mathcal{E}})^2 | \mathcal{E}) \leq d \cdot [m(\mathcal{E}) + m(\mathcal{E})^2] \quad \text{a.s.}$$

This assumption does not require that  $\mathbb{E}[m(\mathcal{E})^{\lambda}] < \infty$  for every  $\lambda > 0$ , contrarily to Assumption 5. But it implies that the standardized second moment of the offspring distributions is a.s. finite. It is e.g. fulfilled for geometric offspring distributions [BK10]. We focus here on the case when subcritical environments may occur with positive probability.

**Theorem 13.** *Under Assumption 4 and  $\mathbb{P}(\log m(\mathcal{E}) < 0) > 0$ , for any sequence  $k_n \xrightarrow{\text{subexp}} \infty$  and  $i \in Cl(\mathcal{I})$ , we have*

$$\frac{1}{n} \log \mathbb{P}_i(1 \leq Z_n \leq k_n) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} -\varrho.$$

*Under the additional Assumptions 3 & 6, for every  $\theta \in (0, \mathbb{E}[\log m(\mathcal{E})]]$ ,*

$$\limsup_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \mathbb{P}_i(1 \leq Z_n \leq e^{\theta n}) = -\chi(\theta, \varrho, \Lambda).$$

### 2.3.2 Upper Large deviations

We first need the following assumption. It ensures that the tail of the offspring distribution of an individual, conditioned to be positive, decays at least with exponent  $\beta \in (1, \infty)$  uniformly with respect to the environments.

**Assumption  $\mathcal{H}(\beta)$ .** There exists a constant  $0 < d < \infty$  such that for every  $z \geq 0$ ,

$$\mathbb{P}(N^{\mathcal{E}} > z \mid \mathcal{E}, N^{\mathcal{E}} > 0) \leq d \cdot (m(\mathcal{E}) \wedge 1) \cdot z^{-\beta} \quad \text{a.s.}$$

We recall that  $\gamma$  is the exponential decay of the survival probability of  $Z$  (see Chapter 2.1.1) and  $\Lambda$  is the rate function of the random walk  $S$ . The rate function  $\chi$  that we establish depends on  $\gamma$ ,  $\beta$  and  $\Lambda$  and is defined by

$$\chi(\theta) := \inf_{t \in [0, 1], s \in [0, \theta]} \left\{ t\gamma + \beta s + (1-t)\Lambda((\theta-s)/(1-t)) \right\} \quad (2.9)$$

Apart from the strongly subcritical case,  $\chi$  simplifies to  $\chi(\theta) = \inf_{s \in [0, \theta]} \{\beta s + \Lambda(\theta-s)\}$ .

**Theorem 14.** *Assume that for some  $\beta \in (1, \infty)$ ,  $\log(\mathbb{P}(Z_1 > z))/\log(z) \xrightarrow{z \rightarrow \infty} -\beta$  and that additionally  $\mathcal{H}(\beta)$  holds. Then for every  $\theta \geq 0$ ,*

$$\frac{1}{n} \log \mathbb{P}(Z_n \geq e^{\theta n}) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} -\chi(\theta).$$

The assumptions in this theorem essentially ensure that in a positive probability set of environments, the offspring distributions have polynomial tails with exponent  $-\beta$ , whereas no tail distribution exceeds this exponent.

The proof relies on the study of probability generating functions. It is technically more involved for  $\beta > 2$  since it requires higher order derivatives of generating functions to get the divergence of the power series

$$\frac{d^{[\beta]}}{ds^{[\beta]}} \sum_{k=0}^{\infty} s^k \mathbb{P}(Z_n \geq k), \quad (s \rightarrow 1).$$

Let us note that we can relax Assumption  $\mathcal{H}(\beta)$  by letting the constant  $d$  depend on the environment or be replaced by a slowly varying function. But this would make the statement and the proof more tedious, see [11] for more details.

Let us state two consequences of this result. First, we derive a large deviation result for offspring distributions without heavy tails by letting  $\beta \rightarrow \infty$ , which generalizes Theorem 1 in [BK10].

**Corollary 15.** *If Assumption  $\mathcal{H}(\beta)$  is fulfilled for every  $\beta > 1$ , then for every  $\theta \geq 0$ ,*

$$\varphi(\theta) \leq \liminf_{n \rightarrow \infty} -\frac{1}{n} \log \mathbb{P}(Z_n \geq e^{\theta n}) \leq \limsup_{n \rightarrow \infty} -\frac{1}{n} \log \mathbb{P}(Z_n \geq e^{\theta n}) \leq \varphi(\theta+),$$

where  $\varphi(\theta) := \inf_{t \in [0,1]} \left\{ t\gamma + (1-t)\Lambda(\theta/(1-t)) \right\}$ .

Secondly, Theorem 14 also covers the Galton-Watson case, with possible heavy tails. We refer to [A94, R00] for related results.

**Corollary 16.** *Assume that  $Z$  is a Galton-Watson process.*

*If  $\log(\mathbb{P}(Z_1 > z))/\log(z) \xrightarrow{z \rightarrow \infty} -\beta$ , then for every  $\theta \geq \mathbb{E}[Z_1] = m$ ,*

$$\frac{1}{n} \log \mathbb{P}(Z_n \geq e^{\theta n}) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} \chi(\theta) = \begin{cases} -\beta\theta + \log m & , \text{ if } m < 1 \\ \beta(\log m - \theta) & , \text{ if } m \geq 1 \end{cases} .$$



## Chapitre 3

# Non-homogeneous Continuous State Branching Processes.

In Chapter 1.2, we made a small introduction about Continuous State Branching Processes (CSBP), i.e. the class of càdlàg (homogeneous) Markov processes satisfying the branching property. We recall that there are the only possible scaling limits of Galton-Watson processes and that they are in correspondence with spectrally positive Lévy process via the Lamperti transform [L67a, L67b]. Moreover they can be characterized by their branching mechanism [CLU09] or as the unique solution of an SDE [FL10]. For complementary results and the links with continuous trees, we refer to [L06] and mention [BL00] for the genealogy of CSBP seen via flows of subordinators.

We consider here the time non-homogeneous framework, in other words CSBP in varying environment. We are guided by the following questions

- What are the scaling limits of non-homogeneous Galton-Watson processes ?
- What is the class of càdlàg (possibly non homogeneous) Markov processes satisfying the branching property ?
- How do this CSBP in varying or random environment behave ? What new phenomena can be observed ?

In the first Section, we give a general result about the convergence of non-homogeneous Galton-Watson processes obtained in [6] with F. Simatos. We assume that the function cumulating the truncated first moment of the successive reproduction laws have finite variations. We investigate the Skorokhod convergence of the scaled process, which relies on the tightness of the processes and the characterization of the limiting Laplace exponent as a backward ODE. In the second Section, we study a particular class of the limiting object in random environment, namely CSBP with additional catastrophes whose mean effect is a Lévy process with finite variations. These results are based on a joint work with J. C. Pardo Millan and C. Smadi [7]. Many difficulties appear if the limiting drift has infinite variations. Some particular cases have been studied in the diffusion framework [K78, BH12, H11]. In the last Section, we deal with the construction of a general class of CSBP in random environment, including the different classes previously considered and infinite variations processes. It involves additional coupling arguments and yields also some sufficient conditions for absorption and explosion. It is a work in progress, briefly mentioned here, so as the extension to more general objects, the Lamperti transform and the study of genealogies.

### 3.1 Scaling limits of non-homogeneous Galton-Watson processes

For each  $n \geq 1$ , we consider a non-homogeneous Galton-Watson process  $(Z_i^{(n)}, i \geq 0)$ . We fix the space scale equal to  $n$  while the time scale is allowed to vary over time. For  $n \geq 1$ , we consider a non-decreasing, càdlàg and onto function  $\gamma_n : [0, \infty) \rightarrow \mathbb{N}$ . We then define the renormalized process  $(X_n(t), t \geq 0)$  via the following formula :

$$X_n(t) = \frac{1}{n} Z_{\gamma_n(t)}^{(n)}, \quad t \geq 0.$$

Since  $Z^{(n)}$  is a branching process, for each  $\lambda \geq 0$  and  $z, i, j \geq 0$  with  $i \leq j$ , one can write

$$\mathbb{E} \left[ \exp \left( -\lambda Z_j^{(n)} \right) \mid Z_i^{(n)} = z \right] = \exp(-z v_n(i, j, \lambda))$$

for some function  $v_n$ . Then one can check that for any  $\lambda, x, s, t \geq 0$  with  $s \leq t$ ,

$$\mathbb{E} [\exp(-\lambda X_n(t)) \mid X_n(s) = x] = \exp(-x u_n(s, t, \lambda)),$$

where  $u_n(s, t, \lambda) := n v_n(\gamma_n(s), \gamma_n(t), \lambda/n)$ . For  $i \geq 0$  and  $n \geq 1$ , we define  $\mu_{i,n}$  as the offspring distribution of generation  $i$  in  $Z^{(n)}$ ,  $\nu_{i,n}$  the measure on  $\mathbb{R}$  with support included in  $[-1/n, \infty)$  defined by

$$\nu_{i,n}[a, b] := n \mu_{i,n}[na + 1, nb + 1], \quad -1/n \leq a \leq b,$$

and  $\alpha_{i,n}, \beta_{i,n}$  the two following (finite) real numbers :

$$\alpha_{i,n} := \int_{[-1/n, \infty)} \frac{x}{1+x^2} \nu_{i,n}(dx) \quad \text{and} \quad \beta_{i,n} := \int_{[-1/n, \infty)} \frac{x^2}{2(1+x^2)} \nu_{i,n}(dx),$$

which can be rewritten in terms of the  $(\mu_{i,n})$  as follows :

$$\alpha_{i,n} = \sum_{k=-1}^{\infty} \frac{k}{1+(k/n)^2} \mu_{i,n}(k+1) \quad \text{and} \quad \beta_{i,n} = \frac{1}{2n} \sum_{k=-1}^{\infty} \frac{k^2}{1+(k/n)^2} \mu_{i,n}(k+1).$$

We need the functions  $\alpha_n$  and  $\beta_n$  defined by

$$\alpha_n(t) := \sum_{i \leq \gamma_n(t)-1} \alpha_{i,n}, \quad \beta_n(t) := \sum_{i \leq \gamma_n(t)-1} \beta_{i,n}$$

and the measure  $\nu_n$  on  $\mathbb{R}^2$  with support included in  $[-1/n, \infty) \times (0, \infty)$  defined by

$$\nu_n(A \times [0, t]) := \sum_{i \leq \gamma_n(t)-1} \nu_{i,n}(A), \quad A \in \mathcal{B},$$

where  $\mathcal{B}$  denote the Borel subsets of  $\mathbb{R}$ .

### Convergence of the scaled process

The main result of [6], which we consider now, relates the asymptotic behavior of the sequence  $(X_n)$  in the sense of finite-dimensional distributions and Skorokhod convergence to the asymptotic behavior of the triplet  $(\alpha_n, \beta_n, \nu_n)$ . In general, we may run into complications if in some time-interval there is a *bottleneck* which sends the process to 0. Indeed, remember that we are considering Galton-Watson processes in varying environment, and so even if most offspring distributions are well-behaved (near-critical) nothing prevents a catastrophic environment to occur from time to time. This is in sharp contrast with standard Galton-Watson processes, where all offspring distributions are near-critical. Such a bottleneck can potentially create a problem of indetermination. Because CSBP's may not be conservative, i.e., they may explode in finite time. Then an indetermination of the kind  $\infty \times 0$  can arise if our time-inhomogeneous process first explodes and then goes through a bottleneck, see [6] for an example. In Theorem 17, we first focus on the case where between time  $s$  and  $t$  the process does not go through any such bottleneck. The remaining cases are analyzed in Proposition 18 and 19. To formalize the above idea, we introduce for  $t \geq 0$  the following time  $\varphi(t)$  :

$$\varphi(t) := \sup \left\{ s \leq t : \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \liminf_{n \rightarrow \infty} \inf_{v \in [s, t]} \mathbb{P}(X_n(t) > \varepsilon \mid X_n(v) = 1) = 0 \right\} \quad (3.1)$$

with the convention  $\sup \emptyset = 0$ . Intuitively,  $\varphi(t)$  is the time of the last bottleneck before time  $t$ . We note  $|\alpha|(t)$  the total variations of a function  $\alpha$  on  $[0, t]$  and are assuming that

$$\begin{aligned} \alpha_n(t) &\rightarrow \alpha(t), \quad |\alpha_n|(t) \rightarrow |\alpha|(t), \quad \beta_n(t) \rightarrow \beta(t) \\ &\text{and } \nu_n([x, \infty) \times (0, t]) \rightarrow \nu([x, \infty) \times (0, t]) \end{aligned} \quad (A1)$$

as  $n \rightarrow \infty$ , for every  $t \geq 0$  and every  $x > 0$  such that  $\nu(\{x\} \times (0, t]) = 0$ . Moreover,

$$\alpha_{\gamma_n(t), n} \rightarrow \alpha\{t\}, \quad \beta_{\gamma_n(t), n} \rightarrow \beta\{t\} \text{ and } \nu_{\gamma_n(t), n}([x, \infty)) \rightarrow \nu([x, \infty) \times \{t\}) \quad (A2)$$

as  $n \rightarrow \infty$ , for every  $t$  such that either  $\alpha\{t\} \neq 0$ ,  $\beta\{t\} \neq 0$  or  $\nu((0, \infty) \times \{t\}) \neq 0$  and  $x$  such that  $\nu(\{x\} \times \{t\}) = 0$ . Finally, we set

$$\tilde{\beta}(t) := \beta(t) - \int_{(0, \infty) \times (0, t]} \frac{x^2}{2(1+x^2)} \nu(dx dy).$$

**Theorem 17** (Behavior on  $[\varphi(t), t]$ ). *Let  $\alpha$  be a càdlàg function of locally finite variation,  $\beta$  be an increasing finite càdlàg function and  $\nu$  be a  $\sigma$  finite measure on  $(0, \infty) \times (0, \infty)$ . Assume that (A1) and (A2) hold.*

*Then for every  $t, \lambda > 0$  and  $s \in [\varphi(t), t]$ , there exists  $u(s, t, \lambda)$  such that*

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} u_n(s, t, \lambda) = u(s, t, \lambda).$$

*Moreover, for all fixed  $t, \lambda > 0$ , the function  $s \in [\varphi(t), t] \mapsto u(s, t, \lambda)$  is the unique càdlàg solution of the backward differential equation*

$$\begin{aligned} u(s, t, \lambda) &= \lambda + \int_{(s, t]} u(y, t, \lambda) \alpha(dy) - \int_{(s, t]} (u(y, t, \lambda))^2 \tilde{\beta}(dy) \\ &\quad + \int_{(0, \infty) \times (s, t]} \left( 1 - e^{-xu(y, t, \lambda)} - \frac{xu(y, t, \lambda)}{1+x^2} \right) \nu(dx dy) \end{aligned} \quad (3.2)$$

Finally,  $\inf_{v \in [s, t]} u(v, t, \lambda) > 0$ ,  $\alpha\{t\} \geq -1$ ,  $\int_{(0, \infty) \times (0, t]} (1 \wedge x^2) \nu(dx dy) < \infty$  and  $\tilde{\beta}$  is continuous and non decreasing.

In [6], the tightness of  $X_n$  and thus the Skorohod convergence are also obtained. The assumption (A2) can be relaxed by replacing  $\gamma_n(t)$  by an integer  $i_n(t)$  such that  $t_{i_n(t)}^n \leq t$  and  $t_{i_n(t)}^n \rightarrow t$ . The assumption (A1) on the finiteness and convergence of  $|\alpha_n|$  is used several times in the proof, in particular to make the solution of the backward differential equation converge via Lipschitz properties. Another approach [K78] allows to deal with infinite variations for  $\alpha$ , but as far as we know, it is restricted to the finite variance framework.

The fact that we work on time interval excluding bottlenecks is necessary to guarantee the uniqueness of the backward ODE (3.2) due to the Lipschitz property. Furthermore, the convergence of the process  $X$  can fail owing to such a bottleneck [6]. The following Propositions focus on the bottlenecks and non-explosion.

As an illustration and application of the previous result, we refer to [6] for several examples. In particular, in the homogeneous framework, we recover the classical limit theorem, whereas the converse result can be proved and dramatic events corresponding to exceptional reproduction laws can be added. The diffusion case and the scaling limit of branching processes in random environment are also considered.

Let us note that this kind of limit has been considered in the more general framework of superprocesses by Dynkin [D91]. It allows the construction of some particular class of processes, with an additional first moment assumption and no drift. It is obtained as the limit of continuous time and discrete space branching processes, which is more convenient to get limit theorems. Let us also mention [ER91] for the explosive case and a triplet measure  $(\alpha, \beta, \nu)$  absolutely continuous with respect to the Lebesgue measure.

This Theorem yields the finite dimensional convergence by composition rule. Thanks to a tightness argument, Theorem 17 can be extended to get the Skorokhod convergence of the sequence of processes  $X_n$ . So far, this convergence is obtained when the limiting triplet  $(\alpha, \beta, \nu)$  has a finite number of discontinuity on each compact set.

### About the Behavior of the process

Theorem 17 describes the asymptotic behavior of  $X_n$  on  $[\varphi(t), t]$ . As discussed before this theorem, if  $s < \varphi(t)$  then between time  $s$  and  $t$  the process goes through at least one bottleneck that potentially sends it to 0, which may cause an indetermination of the kind  $\infty \times 0$ . To avoid this problem, we treat two special cases of interest.

**Non-absorbing case** there is no bottleneck, so that  $\varphi(t) = 0$  and Theorem 17 provides a picture on  $[0, t]$ .

**Non-explosive case** the process cannot explode, so that it is absorbed at 0 if it goes through a bottleneck and  $u(s, t, \lambda) = 0$  if  $s \leq \varphi(t)$ .

Proposition 18 provides a sufficient condition to be in the non-absorbing case, intuitively it is enough that the average of each offspring distribution is bounded away from 0. On the other hand, Proposition 19 provides two sufficient conditions to be in the non-explosive case, one comes easily in terms of tightness of a suitable family of random variables and one, more demanding but more explicit, in terms of boundedness of first moments.



We emphasize that the following results hold with significantly weaker conditions than the conditions (A1) and (A2) needed for Theorem 17.

**Proposition 18** (Non-absorbing case). *Let  $t > 0$ . If*

$$\sup_{n \geq 1} (|\alpha_n|(t) + \beta_n(t)) < +\infty, \quad \liminf_{n \rightarrow +\infty} \left( \inf_{0 \leq i \leq \gamma_n(t)} \sum_{k=0}^{an} k \mu_{i,n}\{k\} \right) > 0$$

for every  $a > 0$ , then

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \inf_{n \geq 1, s \in [0, t]} \mathbb{P}(X_n(t) \geq \varepsilon \mid X_n(s) = 1) > 0, \quad \inf_{s \in [0, t]} \alpha\{s\} > -1$$

and  $\varphi(t) = 0$ .

The first assumption prevents that several successive bad environments (subcritical reproduction laws for example) provoke the absorption at a fixed time. Roughly speaking, the second assumption ensures that  $\mu_{i,n}$  is not too close to  $\delta_0$ . It avoids the almost sure absorption in one generation.

We turn now to the problem of explosion. We know from the Galton-Watson case that explosion may occur at a random time and we refer to Grey [G74] for necessary and sufficient conditions. We specify a sufficient condition that guarantees that explosion almost surely does not occur; it is related to a first moment condition, which is also common in the GW case. Then Theorem 17 can be extended to the time interval  $[0, t]$ .

**Proposition 19** (Non-explosive case). *Let  $t > 0$ . If  $(|\alpha_n|(t) + \beta_n(t))_n$  is bounded and*

$$\lim_{A \rightarrow \infty} \sup_{n \geq 1, 0 \leq s \leq y \leq t} \mathbb{P}(X_n(y) \geq A \mid X_n(s) = 1) = 0, \quad (3.3)$$

then there exists an increasing sequence of integers  $n_k$  such that  $\lim_{k \rightarrow \infty} u_{n_k}(s, t, \lambda) = 0$  for all  $s < \varphi(t)$  and  $\lambda \geq 0$ . Moreover, previous assumptions are fulfilled soon as

$$\sup_{n \geq 1} \left( \int_{[-1/n, \infty) \times (0, t]} |x| \nu_n(dx dy) \right) < +\infty.$$

### 3.2 Continuous State Branching Processes with catastrophes

We consider a CSBP  $Z = (Z_t, t \geq 0)$  characterized by the triplet  $(g, \sigma, \nu)$ , where  $g \in \mathbb{R}$ ,  $\sigma \geq 0$  and  $\nu$  is a positive measure on  $(0, \infty]$  which satisfies

$$\int_0^\infty (x \wedge x^2) \nu(dx) < \infty. \quad (3.4)$$

So, by [FL10],  $Z$  is the unique solution of

$$Z_t = Z_0 + \int_0^t g Z_s ds + \int_0^t \sqrt{2\sigma^2 Z_s} dB_s + \int_0^t \int_0^\infty \int_0^{Z_{s-}} z \tilde{N}_0(ds, dz, du),$$

where  $B$  is a standard Brownian motion,  $N_0(ds, dz, du)$  is a Poisson random measure with intensity  $ds\nu(dz)du$  independent of  $B$ , and  $\tilde{N}_0$  is the compensated measure of  $N_0$ .

We add random catastrophes in the following way. The catastrophes are independent of the process  $Z$  and are given by a Poisson random measure  $N_1 = \sum_{i \in I} \delta_{m_{t_i}, t_i}$  on  $[0, \infty) \times [0, \infty)$  with intensity  $dt\mu(dx)$  such that

$$0 < \int_{(0, \infty)} (1 \wedge |x - 1|) \mu(dx) < \infty. \quad (3.5)$$

The jump process

$$\Delta_t = \int_0^t \int_{(0, \infty)} \log(x) N_1(ds, dx) = \sum_{s \leq t} \log(m_s)$$

is thus a Lévy process with bounded variation paths, which is non identically zero. Extending the approach developed here to infinite variation paths raises several difficulties. The CSBP  $(g, \sigma, \nu)$  with catastrophes  $\mu$  is then defined as the solution of the following stochastic differential equation :

$$\begin{aligned} Y_t = Y_0 + \int_0^t g Y_s ds + \int_0^t \sqrt{2\sigma^2 Y_s} dB_s &+ \int_0^t \int_{[0, \infty)} \int_0^{Y_{s-}} z \tilde{N}_0(ds, dz, du) \\ &+ \int_0^t \int_{[0, \infty)} (m - 1) Y_{s-} N_1(ds, dm), \end{aligned} \quad (3.6)$$

where  $Y_0 > 0$  a.s.

**Theorem 20.** *The stochastic differential equation (3.6) has a unique non-negative strong solution  $Y$  for any  $g \in \mathbb{R}, \sigma \geq 0, \nu$  and  $\mu$  satisfying the conditions (3.4) and (3.5), respectively.*

*Then, the process  $Y = (Y_t, t \geq 0)$  is a càdlàg Markov process satisfying the branching property conditionally on  $\Delta = (\Delta_t, t \geq 0)$  and its generator is given by*

$$\begin{aligned} \mathcal{A}f(x) = gf'(x) + \sigma^2 x f''(x) + \int_0^\infty (f(xz) - f(x)) \mu(dz) \\ + \int_0^\infty (f(x+z) - f(x) - zf'(x)) x \nu(dz). \end{aligned}$$

Moreover, for every  $t \geq 0$ ,

$$\mathbb{E}_y \left[ \exp \left\{ -\lambda \exp \left\{ -gt - \Delta_t \right\} Y_t \right\} \middle| \Delta \right] = \exp \left\{ -yv_t(0, \lambda, \Delta) \right\} \quad a.s.,$$

where for every  $(\lambda, \delta) \in (\mathbb{R}_+, \mathcal{BV}(\mathbb{R}_+))$ ,  $v_t : s \in [0, t] \mapsto v_t(s, \lambda, \delta)$  is the unique solution of the following backward differential equation :

$$\frac{\partial}{\partial s} v_t(s, \lambda, \delta) = e^{gs + \delta s} \psi_0(e^{-gs - \delta s} v(s, \lambda, \delta)), \quad v_t(t, \lambda, \delta) = \lambda, \quad (3.7)$$

and

$$\psi_0(\lambda) = \sigma^2 \lambda^2 + \int_0^\infty (e^{-\lambda x} - 1 + \lambda x) \nu(dx). \quad (3.8)$$

Denoting by  $\mathcal{BV}(\mathbb{R}_+)$  the set of càdlàg functions on  $\mathbb{R}^+$  with bounded variations, we have the following result of existence and uniqueness, which also provides the branching mechanism. The proof of the existence is directly derived from [FL10], but with a bit more work it can be obtained from the scaling limit result given in the first Section of this chapter, using Galton-Watson processes with additional catastrophes. Similarly, the expression of the branching mechanism is obtained by Ito's calculus following [IW89, 14] but could also be derived from (3.2). CSBP with catastrophes correspond to the limit object of the previous Section with  $\alpha(s) = gs + \Delta_s$ ,  $\beta(s) = \beta s$  and  $\mu(dx, ds) = \nu(dx)ds$ .

### 3.2.1 Asymptotic behavior

Referring to Theorem 7.2 in [Ky06], we recall that a non degenerated Lévy process has three possible asymptotic behaviors : either it drifts to  $\infty$ ,  $-\infty$ , or oscillates a.s. Using the local martingale  $\exp\{-gt - \Delta_t\}Y_t$ , we get the following corresponding classification.

**Corollary 21.** *We have the three following regimes.*

- i) If  $(\Delta_t + gt)_{t \geq 0}$  drifts to  $-\infty$ , then  $\mathbb{P}(Y_t \rightarrow 0 \mid \Delta) = 1$  a.s.*
- ii) If  $(\Delta_t + gt)_{t \geq 0}$  oscillates, then  $\mathbb{P}(\liminf_{t \rightarrow \infty} Y_t = 0 \mid \Delta) = 1$  a.s.*
- iii) If  $(\Delta_t + gt)_{t \geq 0}$  drifts to  $+\infty$  and there exists  $\varepsilon > 0$ , such that*

$$\int_0^\infty x \log(1+x)^{1+\varepsilon} \nu(dx) < \infty, \quad (3.9)$$

*then  $\mathbb{P}(\liminf_{t \rightarrow \infty} Y_t > 0 \mid \Delta) > 0$  a.s. and there exists a non negative finite r.v.  $W$  such that*

$$e^{-gt - \Delta_t} Y_t \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} W \quad \text{a.s.}, \quad \{W = 0\} = \left\{ \lim_{t \rightarrow \infty} Y_t = 0 \right\}.$$

In the regime (ii), one can have  $\liminf_{t \rightarrow \infty} Y_t = 0$  a.s. but  $Y_t$  a.s. does not tend to zero. For example, if  $\nu = 0$  and  $\sigma = 0$ , then  $Y_t = \exp(gt + \Delta_t)$  and  $\limsup_{t \rightarrow \infty} Y_t = \infty$ . Assumption (iii) of the corollary does not imply that  $\{\lim_{t \rightarrow \infty} Y_t = 0\} = \{\exists t : Y_t = 0\}$ . Thus, the case  $\nu(dx) = x^{-2} \mathbf{1}_{[0,1]}(x) dx$  inspired by Neveu CSBP yields  $\psi(u) \sim u \log u$  as  $u \rightarrow \infty$ . Then,  $\mathbb{P}(\exists t : Y_t = 0) = 0$  and  $0 < \mathbb{P}(\lim_{t \rightarrow \infty} Y_t = 0) < 1$ .

**Corollary 22.** *Assume that  $(\Delta_t + gt)_{t \geq 0}$  drifts to  $+\infty$  and (3.9) is satisfied. Then, under the additional assumption*

$$\int_{(0, e^{-1}] \cup [e, \infty)} (\log x)^2 \mu(dx) < \infty, \quad (3.10)$$

*conditionally on  $\{W > 0\}$ ,*

$$\frac{\log(Y_t) - \mathbf{m}t}{\rho\sqrt{t}} \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{d} \mathcal{N}(0, 1),$$

*where  $\xrightarrow{d}$  means convergence in distribution,*

$$\mathbf{m} := g + \int_{\{|\log(x)| \geq 1\}} \log(x) \mu(dx) < \infty, \quad \rho^2 := \int_0^\infty (\log x)^2 \mu(dx) < \infty,$$

*and  $\mathcal{N}(0, 1)$  denotes a centered gaussian random variable with variance equals 1.*

Let us now focus on the stable CSBP's with growth  $g \in \mathbb{R}$  and mention that a weaker result can be derived for more general class of CSBP's with absorption.

### 3.2.2 Speed of extinction in the stable case

Recalling (3.8) , we assume in this section that

$$\psi_0(\lambda) = c_+ \lambda^{\beta+1}, \quad \text{for some } \beta \in (0, 1], \quad c_+ > 0. \quad (3.11)$$

If  $\beta = 1$  (Feller diffusion), then  $\nu = 0$  and the CSBP  $Z$  follows the continuous diffusion  $Z_t = Z_0 + \int_0^t g Z_s ds + \int_0^t \sqrt{2\sigma^2 Z_s} dB_s$ , ( $t \geq 0$ ). If  $\beta \in (0, 1)$ , then  $\sigma = 0$  and  $\nu(dx) = c(\beta + 1)x^{-\beta} dx / \Gamma(1 - \beta)$  and the process has positive jumps with infinite intensity.

For the stable CSBP with catastrophes, the backward differential Equation (3.7) can be solved and we get

**Lemma 23.** *For all  $x_0 > 0$  and  $t \geq 0$  :*

$$\mathbb{P}_{x_0}(Y_t > 0 \mid \Delta) = 1 - \exp \left\{ -x_0 \left( c_+ \beta \int_0^t e^{-\beta(\Delta_s + gs)} ds \right)^{-1/\beta} \right\} \quad a.s.$$

In particular,  $\mathbb{P}_{x_0}(\text{there exists } t > 0, Y_t = 0 \mid \Delta) = 1$  a.s., if and only if the process  $(\Delta_t + gt, t \geq 0)$  does not go to  $+\infty$ . Moreover we obtain easily the asymptotic behavior of the quenched survival probability. Indeed

$$e^{-gt - \Delta_t} \mathbb{P}_{x_0}(Y_t > 0 \mid \Delta) \sim x_0 \left( c_+ \beta \int_0^t e^{\beta(\Delta_t + gt - \Delta_s - gs)} ds \right)^{-1/\beta} \quad (t \rightarrow \infty),$$

which converges in distribution to a positive finite limit proportional to  $x_0$ . Then,

$$\frac{1}{t} \log \mathbb{P}_{x_0}(Y_t > 0 \mid \Delta) \rightarrow g + \mathbb{E}(\Delta_1) \quad (t \rightarrow \infty)$$

in probability. Additional work is required to get the asymptotic behavior of the annealed survival probability, for which different regimes appear. In what follows, we assume that the Laplace exponent of the Lévy process  $\Delta$  is well-defined for some positive real number, i.e.

$$\phi(\lambda) := \log \mathbb{E}[e^{\lambda \Delta_1}] < \infty \quad \text{for } \lambda \in [0, \theta_{max}), \quad (3.12)$$

where  $\theta_{max} = \sup\{\lambda > 0, \phi(\lambda) < \infty\}$ .

**Theorem 24.** *We assume that  $\mu$ ,  $\psi_0$  and  $\phi$  satisfy (3.10), (3.11) and (3.12) respectively.*

*a/ If  $\phi'(0) + g < 0$  (subcritical case) and  $\theta_{max} > 1$ , then*

*(i) If  $\phi'(1) + g < 0$  (strongly subcritical regime), then there exists  $c_1 := d_1(\beta, \mu)c_+^{-1/\beta} > 0$  such that for every  $x_0 > 0$ ,*

$$\mathbb{P}_{x_0}(Y_t > 0) \sim c_1 x_0 e^{t(\phi(1)+g)}, \quad \text{as } t \rightarrow \infty.$$

*(ii) If  $\phi'(1) + g = 0$  (intermediate subcritical regime), then there exists  $c_2 := d_2(\beta, \mu)c_+^{-1/\beta} > 0$  such that for every  $x_0 > 0$ ,*

$$\mathbb{P}_{x_0}(Y_t > 0) \sim c_2 x_0 t^{-1/2} e^{t(\phi(1)+g)}, \quad \text{as } t \rightarrow \infty.$$

(iii) If  $\phi'(1) + g > 0$  (weakly subcritical regime) and  $\theta_{max} > \beta + 1$ , then for every  $x_0 > 0$ , there exists  $c_3 := c_3(x_0, \psi, \mu) > 0$  such that

$$\mathbb{P}_{x_0}(Y_t > 0) \sim c_3 t^{-3/2} e^{t(\phi(\tau) + g\tau)}, \quad \text{as } t \rightarrow \infty,$$

where  $\tau$  is the root of  $\phi' + g$  on  $]0, 1[ : \phi(\tau) + g\tau = \min_{0 < s < 1} \{\phi(s) + gs\}$ .

b/ If  $\phi'(0) + g = 0$  (critical case) and  $\theta_{max} > \beta$ , then for every  $x_0 > 0$ , there exists  $c_4 := c_4(x_0, \psi, \mu) > 0$  such that

$$\mathbb{P}_{x_0}(Y_t > 0) \sim c_4 t^{-1/2}, \quad \text{as } t \rightarrow \infty.$$

The proof relies on Escher transform and the study of functionals of Lévy processes

$$\mathbb{E} \left[ F \left( \int_0^t e^{\beta K_s} ds \right) \right],$$

where  $K$  goes to  $+\infty$  and has some exponential positive moments. This study uses limit theorems for random sequence defined recursively by affine function (semi direct product).

As an application, we note that this different regimes yield the different speed of infection which were evoked in the Introduction I.1). We refer to Section 5 in [7] for details.

### 3.3 To the construction and study of CSBP in random environment

We deal in this Section with the construction of CSBP in random environment. It is a work in progress with Florian Simatos and in discussion with Carl Graham. We just give here an idea of the objectives and the techniques involved.

In the first Section of this Chapter, we have let appear a class of continuous state branching processes in varying environment as the possible scaling limit of Galton-Watson process in varying environment. It is characterized by a triplet  $(\alpha(\cdot), \beta(\cdot), \nu(\cdot, \cdot))$  of two functions with finite variations and one measure. But that does not yield the explicit construction of this class of processes. Moreover the case when  $\alpha$  has infinite variations was not handled by our results. We want now to include processes with infinite variations, such as Brownian motions, motivated in particular by [K78, BH12]. If one expect a characterization of the branching mechanism and derive asymptotic results, one should be able to give a sense to  $\int u(s) d\alpha(s)$ , so some conditions on  $\alpha$  have to be specified.

First, we want to construct the CSBP in random environment with characteristic triplet  $(\alpha, \beta, \nu)$  defined on the probability space  $(\Omega_e, \mathbb{P}_e)$ , where

- (i)  $\alpha$  is a semi-martingale such that for every  $t \geq 0$ ,  $\alpha\{t\} \geq -1$ .
- (ii)  $\beta$  is a càdlàg non-decreasing process.
- (iii)  $\nu(dt, dx)$  is a measure on  $(0, \infty)^2$  such that  $\int_{(0, \infty) \times (0, t]} (1 \wedge x^2) \nu(dx dy) < \infty$  a.s. and

$$\tilde{\beta}(t) = \beta(t) - \int_{(0, \infty) \times (0, t]} \frac{x^2}{2(1+x^2)} \nu(dx dy)$$

is a.s. continuous.

We also want to get some asymptotic results on these processes, such as absorption or explosion criteria. We note that this class contains in particular the class of CSBP with catastrophes considered in the previous Section and the branching diffusion in random environment considered in [BH12].

Let us set

$$\tilde{\alpha}(t) := \alpha(t) - \frac{1}{2} \langle \alpha \rangle (t).$$

The process we want to construct is the càdlàg Markov process  $Z$  on  $(\Omega = \Omega_e \times \Omega_t, \mathbb{P})$  such that the Laplace  $u$  of  $Z$  defined a.s. by

$$\mathbb{E}(\exp(-\lambda Z_t) | Z_s = x, (\alpha, \beta, \nu)) = \exp(-u(s, t, \lambda)x)$$

is the unique solution of the following backward SDE

$$\begin{aligned} u(s, t, \lambda) = & \lambda + \int_{(s,t]} u(y, t, \lambda) d\tilde{\alpha}(y) - \int_{(s,t]} u(y, t, \lambda)^2 d\tilde{\beta}(y) \\ & + \int_{(0,\infty) \times (s,t]} \left( 1 - e^{-xu(y,t,\lambda)} - \frac{xu(y,t,\lambda)}{1+x^2} \right) \nu(dx dy) \end{aligned}$$

We know from the first Section that we must avoid the time of a.s. absorption to get the uniqueness of the SDE and the existence of the associated limit object. The case when  $\nu(\cdot, \cdot) = 0$  correspond to Feller branching diffusion in random environment. The construction has been obtained in [K78] for  $\beta$  absolutely continuous. It has been extended to general (non-increasing)  $\beta$  by Borovkov [B02]. The associated SDE :

$$u(s, t, \lambda) = \lambda + \int_{(s,t]} u(x, t, \lambda) d\tilde{\alpha}(x) - \int_{(s,t]} u^2(x, t, \lambda) d\beta(x)$$

can be solved and

$$u(s, t, \lambda) = \exp(\tilde{\alpha}(s, t)) \left( 1/\lambda + \int_{(s,t]} \exp(-\tilde{\alpha}(y, t)) \beta(dy) \right)^{-1},$$

where

$$\tilde{\alpha}(t) = \alpha(t) + \sum_{s \leq t} [\log(1 + \alpha\{s\}) - \alpha\{s\}].$$

In particular

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbb{P}(Z_t = 0 | Z_s = 1 (\alpha, \beta, \nu)) = \frac{e^{-\tilde{\alpha}(s)}}{\int_{(s,\infty)} \exp(-\tilde{\alpha}(y)) \beta(dy)}.$$

Thus, we expect to extend the regimes of speed of extinction obtained for CSBP with catastrophes in the previous Section. More generally, these explicit expressions yield some control of the fluctuations and asymptotic results which can be used for general CSBP in random environment (with a non zero jump term  $\nu$ ) via coupling argument.

An other approach we hope to develop is the Lamperti transform associated to such processes, which may lead to a more general construction, the characterization of non-homogeneous càdlàg Markov process satisfying the branching property or asymptotic results.

## Chapitre 4

# Markov processes along genealogies

In this Section, we consider a genealogical tree  $\mathbb{T}$  and let a Markov chain evolve on this tree. In particular, we aim at putting in light how the continuous time branching and the time heterogeneity modify the asymptotic behavior, such as the limit theorems for the proportions of individuals with a given trait and their fluctuations.

Thus, we consider first a genealogy  $\mathbb{T}$  described by a continuous time Galton-Watson tree. The main difference with the discrete framework is the acceleration of the jump rate for the auxiliary Markov process.

Then, we consider a discrete time genealogy and see how to deal with time heterogeneity both in the offspring reproduction law and the transitions.

The case when the value of this Markov chain affects the genealogy is left to the next chapter, which is dedicated to the discrete framework. The results given here rely on collaborations with Viet Chi Tran, Jean-François Delmas and Laurence Marsalle, Chunmao Huang, respectively [14, 12, 5].

### 4.1 Branching genealogies in continuous time

We consider a continuous time Galton-Watson tree  $\mathbb{T}$ , *i.e.* a tree where each branch lives during an independent exponential time of constant mean  $1/r$ , then splits into a random number of new branches given by an independent random variable (r.v.)  $\nu$  of law  $(p_k, k \in \mathbb{N})$ . We are interested in the following process indexed by this tree. Along the edges of the tree, the process evolves as a càdlàg strong Markov process  $(X_t)_{t \geq 0}$  with values in a Polish space  $\mathcal{X}$  and with infinitesimal generator  $L$  of domain  $D(L)$ . The branching event is nonlocal and is described by a Markov kernel which depends on the state  $x$  of the mother just before the branching event and the number  $\nu = k$  of offspring. Then, we restart the process for each of the new born branches at  $F_1^{(k)}(x, \theta) \dots F_k^{(k)}(x, \theta)$  parametrized by a uniform random variable  $\theta$  on  $[0, 1]$ . The new born branches evolve independently from each other.

Our main purpose is to characterize the empirical distribution of this process. More precisely, if we denote by  $N_t$  the size of the living population  $V_t$  at time  $t$ , and if  $(X_t^u)_{u \in V_t}$  denotes the values of the Markov process for the different individuals of  $V_t$ , we focus on

the following probability measure which describes the state of the population

$$\frac{\mathbb{1}_{\{N_t > 0\}}}{N_t} \sum_{u \in V_t} \delta_{X_t^u}(dx), \quad t \in \mathbb{R}_+.$$

This is linked to the value of the process of an individual chosen uniformly at time  $t$ , say  $U(t)$ , as we can see from this simple identity :

$$\mathbb{E} \left[ \frac{\mathbb{1}_{\{N_t > 0\}}}{N_t} \sum_{u \in V_t} f(X_t^u) \right] = \mathbb{E} [\mathbb{1}_{\{N_t > 0\}} f(X_t^{U(t)})].$$

We show that the distribution of the path leading from the ancestor to an uniformly chosen individual can be approximated by mean of an *auxiliary Markov process*  $Y$  with infinitesimal generator characterized by

$$Af(x) = Lf(x) + rm \sum_{k=1}^{+\infty} \frac{p_k}{m} \int_0^1 \sum_{j=1}^k \left( f(F_j^{(k)}(x, \theta)) - f(x) \right) d\theta \quad (4.1)$$

for  $f \in D(L)$ , where  $m := \sum_{k=1}^{+\infty} kp_k$  the mean number of offspring. We are interested in the super-critical case  $m > 1$ , even if some remarks are made in [12] for the critical and sub-critical cases. The auxiliary process has the same generator as the Markov process running along the branches, plus jumps due to the branching. However, we can observe a bias phenomenon : the apparent jump rate  $rm$  is equal to the original rate  $r$  times the mean offspring number  $m$  and the apparent offspring distribution is the size-biased distribution  $(kp_k/m, k \in \mathbb{N})$ . This is heuristically explained by the fact that when one chooses an individual uniformly in the population at time  $t$ , an individual belonging to a lineage with more generations or with prolific ancestors is more likely to be chosen. Such biased phenomena have already been observed in the field of branching processes (see *e.g.* Chauvin *et al.* [CRW91], Harris and Roberts [HR09]). Here, we allow nonlocal births, prove pathwise results and establish laws of large numbers when  $Y$  is ergodic. Our approach is entirely based on a probabilistic interpretation, *via* the auxiliary process.

We refer to [12] for the formal definitions and give now a useful measure valued description. Let  $\mathcal{B}_b(\mathcal{X}, \mathbb{R})$  be the set of real-valued measurable bounded functions on  $E$  and  $\mathcal{M}_F(\mathcal{X})$  the set of finite measures on  $\mathcal{X}$  embedded with the topology of weak convergence. For  $\mu \in \mathcal{M}_F(\mathcal{X})$  and  $f \in \mathcal{B}_b(\mathcal{X}, \mathbb{R})$  we write  $\langle \mu, f \rangle = \int_{\mathcal{X}} f(x) \mu(dx)$ . We introduce

$$\bar{Z}_t = \sum_{u \in V_t} \delta_{(u, X_t^u)}, \quad \text{and} \quad Z_t = \sum_{u \in V_t} \delta_{X_t^u}, \quad (4.2)$$

where  $V_t$  is the set of cells alive. Note that  $\langle Z_t, f \rangle = \sum_{u \in V_t} f(X_t^u)$ . Since  $X$  is càdlàg, we get that the process  $Z = (Z_t, t \geq 0)$  is a càdlàg measure-valued Markov process of  $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}_F(\mathcal{X}))$ .

Following the works of Fournier and Méléard [FM04], we can describe the evolution of  $Z$  in terms of stochastic differential equations (SDE). Let  $\rho(ds, du, dk, d\theta)$  be a Poisson point measure of intensity  $r ds \otimes n(du) \otimes p(dk) \otimes d\theta$  where  $ds$  and  $d\theta$  are Lebesgue measures on  $\mathbb{R}_+$  and  $[0, 1]$  respectively,  $n(du)$  is the counting measure on  $\mathcal{U}$  and  $p(dk) = \sum_{i \in \mathbb{N}} p_i \delta_i(dk)$  is the offspring distribution. This measure  $\rho$  gives the information on



the branching events. Let  $L$  be the infinitesimal generator of  $X$ . If  $\mathcal{C}_b^{1,0}(\mathbb{R}_+ \times \mathcal{X}, \mathbb{R})$  denotes the space of continuous bounded functions that are  $\mathcal{C}^1$  in time with bounded derivatives, then for test functions  $f : (t, x) \mapsto f_t(x)$  in  $\mathcal{C}_b^{1,0}(\mathbb{R}_+ \times \mathcal{X}, \mathbb{R})$  such that  $\forall t \in \mathbb{R}_+, f_t \in D(L)$ , we have

$$\begin{aligned} \langle Z_t, f_t \rangle &= f_0(X_0^\emptyset) + \int_0^t \int_{\mathcal{U} \times \mathbb{N} \times [0,1]} \mathbb{1}_{\{u \in V_{s-}\}} \left( \sum_{j=1}^k f_s(F_j^{(k)}(X_{s-}^u, \theta)) - f_s(X_{s-}^u) \right) \rho(ds, du, dk, d\theta) \\ &\quad + \int_0^t \int_{\mathbb{R}_+} (Lf(x) + \partial_s f(x)) Z_s(dx) ds + W_t^f, \end{aligned} \quad (4.3)$$

where  $W_t^f$  is a martingale. Explicit expressions of this martingale and of the infinitesimal generator of  $(Z_t, t \geq 0)$  can be obtained when  $L$  is precised.

#### 4.1.1 Law of large numbers

In case  $Y$  is ergodic, we prove the laws of large numbers stated in Theorem 25 and 27, where  $W$  stands for the renormalized asymptotic size of the number of individuals at time  $t$  (e.g. Theorems 1 and 2 p. 111 [AN04]) :

$$W := \lim_{t \rightarrow +\infty} N_t / \mathbb{E}[N_t] \quad \text{a.s.} \quad \text{and} \quad \{W > 0\} = \{\forall t \geq 0, N_t > 0\} \quad \text{a.s.}$$

**Theorem 25.** *If the auxiliary process  $Y$  is ergodic with invariant measure  $\pi$ , we have for any real continuous bounded function  $f$  on  $\mathcal{X}$  :*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\mathbb{1}_{\{N_t > 0\}}}{N_t} \sum_{u \in V_t} f(X_t^u) = \mathbb{1}_{\{W > 0\}} \int_E f(x) \pi(dx) \quad \text{in probability.}$$

This result in particular implies that for such function  $f$ ,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbb{E}[f(X_t^{U(t)}) | N_t > 0] = \int_E f(x) \pi(dx),$$

where  $U(t)$  stands for a individual taken at random at time  $t$ . Theorem 25 is a consequence of more general result stated in [12] and obtained by  $L^2$  techniques. It provides a limit theorem for the empirical distribution of the tree indexed Markov process and several examples are given. The law of large numbers that we obtain is a continuous time version of the law of large numbers in Delmas and Marsalle [DM10], with possible asymmetric branching and random number of offspring. Similar laws of large numbers are obtained in Engländer and Turaev [ET02], Engländer and Winter [EW06].

**Corollary 26.** *Under the assumption of Theorem 25,*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\mathbb{1}_{\{N_t > 0\}}}{N_t} \sum_{u \in V_t} \delta_{X_t^u}(dx) = \mathbb{1}_{\{W > 0\}} \pi(dx) \quad \text{in probability}$$

where the space  $\mathcal{M}_F(E)$  of finite measures on  $E$  is embedded with the weak convergence topology.

In addition, we generalize the result of Theorem 25 to ancestral paths of individuals.

**Theorem 27.** *Suppose that  $Y$  is ergodic with invariant measure  $\pi$  and that for any bounded measurable function  $f$ ,  $\lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbb{E}_x[f(Y_t)] = \int_E f(x)\pi(dx)$ , then for any real bounded measurable function  $\varphi$  on the Skorohod space  $\mathcal{D}([0, T], \mathcal{X})$ , we have*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\mathbb{1}_{\{N_t > 0\}}}{N_t} \sum_{u \in V_t} \varphi(X_s^u, t - T \leq s < t) = \mathbb{E}_\pi[\varphi(Y_s, s < T)] \mathbb{1}_{\{W \neq 0\}} \quad \text{in probability,}$$

where, for simplicity,  $X_s^u$  stands for the value at time  $s$  of the ancestor of  $u$  living at this time.

Size biased trees are linked with the consideration of Palm measures, themselves related to the problem of building a population around the path of an individual picked uniformly at random from the population alive at a certain time  $t$ . In Chauvin *et al.* [CRW91] and in Hardy and Harris [HH09], a spinal decomposition is obtained for continuous time branching processes. Their result states that along the chosen line of descent, which constitutes a bridge between the initial condition and the position of the particle chosen at time  $t$ , the birth times of the new branches form a homogeneous Poisson Point Process of intensity  $rm$  while the reproduction law that is seen along the branches is given by  $(kp_k/m, k \in \mathbb{N})$ . Other references for Palm and size-biased Galton-Watson decompositions in continuous time can be found in Gorostiza *et al.* [GRW92], Geiger and Kauffmann [GK04], Geiger [G99]. Notice that biases for an individual chosen uniformly in continuous tree had previously been observed by Samuels [S71] and Biggins [B76]. In the same vein, we refer to Nerman and Jagers [JN84] for consideration of the pedigree of an individual chosen randomly at time  $t$  and to Lyons *et al.* [LPP95], Geiger [G99] for spinal decomposition for size biased Galton-Watson processes in the discrete case.

#### 4.1.2 A central limit theorem

In order to study the fluctuations associated to the law of large numbers, we shall use the martingale associated to  $Z_t$ , see (4.3). We focus on the simple case of splitted diffusions.

We assume that  $b$  and  $\sigma$  are such that there exists a unique strong solution to the corresponding SDE, see for instance [IW89] Theorem 3.2 p.182.

We consider the following sequence of fluctuation processes indexed by  $T > 0$ . For  $f \in \mathcal{B}_b(\mathbb{R}_+, \mathbb{R})$ ,

$$\langle \eta_t^T, f \rangle = \sqrt{\mathbb{E}[N_{t+T}]} \left( \frac{\langle Z_{t+T}, f \rangle}{\mathbb{E}[N_{t+T}]} - \frac{\langle Z_t, Q_t f \rangle}{\mathbb{E}[N_t]} \right) \quad (4.4)$$

where we recall that  $N_t = \text{Card}(V_t) = \langle Z_t, 1 \rangle$  and the family  $Q_t$  is the transition semi-group of the auxiliary process  $Y$ , which is here :

$$Y_t = X_0 + \int_0^t b(Y_s) ds + \int_0^t \sigma(Y_s) dB_s - \int_0^t (1 - q) Y_{s-} \rho(ds, dq) \quad (4.5)$$

where  $X_0$  is an initial condition with distribution  $\mu$ ,  $(B_t)_{t \in \mathbb{R}_+}$  is a standard real Brownian motion and where  $\rho(ds, dq)$  is a Poisson point measure with intensity  $2r ds \otimes \tilde{G}(dq)$  with  $\tilde{G}$  such that  $\int_{[0,1]} f(q) \tilde{G}(dq) = \int_{[0,1]} (f(q)/2 + f(1-q)/2) G(dq)$ . We assume in the sequel that  $G$  is symmetric. In this case,  $\tilde{G}(dq) = G(dq)$ .

The idea is to compare in (4.4) the independent trees that have grown from the particles of  $Z_T$  between times  $T$  and  $t+T$ , with the positions of independent auxiliary processes,

distributed as  $Y_t$ 's started at the positions  $Z_T$  of the particles at time  $T$ .

Let  $J$  be the operator defined on the space of locally integrable functions by

$$Jf(x) = -\frac{3r}{2}f(x) + r \int_0^1 \left( f(qx) + f((1-q)x) \right) G(dq) = -\frac{3r}{2}f(x) + 2r \int_0^1 f(qx)G(dq).$$

In the following, we are interested in the behavior of the fluctuation process when  $T \rightarrow +\infty$ . The processes  $\eta^T$  take their values in the space  $\mathcal{M}_S(\mathbb{R})$  of signed measures. Since this space endowed with the topology of weak convergence is not metrizable, we follow the approach of Métivier [M84] and Méléard [M98] and embed  $\mathcal{M}_S(\mathbb{R})$  in weighted distribution spaces. This is described in the sequel. We then prove the convergence of the fluctuation processes to a distribution-valued diffusion driven by a Gaussian white noise, Proposition 28.

Let us introduce the Sobolev spaces that we will use. We follow in this the steps of [M84, M98]. To obtain estimates of our fluctuation processes, the following additional regularities for  $b$  and  $\sigma$  are required, as well as moment assumptions on our auxiliary process.

**Assumption 7.** *We assume that :*

- (i)  $b$  and  $\sigma$  are in  $\mathcal{C}^5(\mathbb{R}, \mathbb{R})$  with bounded derivatives.
- (ii)  $2b(x)/x + 6\sigma(x)/x^2 < r'$  with  $r' < r \int_0^1 (1-q^4)^2 G(dq)$ .
- (iii)  $Y$  is ergodic with stationary measure  $\pi$  such that  $\langle \pi, |x|^8 \rangle < +\infty$ .
- (iv) for every initial condition  $\mu$  such that  $\langle \mu, |x|^8 \rangle < +\infty$ ,  $\sup_{t \in \mathbb{R}_+} \mathbb{E}_\mu[Y_t^8] < +\infty$ .

For  $j \in \mathbb{N}$  and  $\alpha \in \mathbb{R}_+$ , we denote by  $W^{j,\alpha}$  the closure of  $\mathcal{C}^\infty(\mathbb{R}, \mathbb{R})$  with respect to the norm :

$$\|g\|_{W^{j,\alpha}} := \left( \sum_{k \leq j} \int_{\mathbb{R}} \frac{|g^{(k)}(x)|^2}{1 + |x|^{2\alpha}} dx \right)^{1/2}, \quad (4.6)$$

where  $g^{(k)}$  is the  $k^{\text{th}}$  derivative of  $g$ . The space  $W^{j,\alpha}$  endowed with the norm  $\|\cdot\|_{W^{j,\alpha}}$  defines a Hilbert space. We denote by  $W^{-j,\alpha}$  the dual space. Let  $C^{j,\alpha}$  be the space of functions  $g$  with  $j$  continuous derivatives and such that

$$\forall k \leq j, \lim_{|x| \rightarrow +\infty} \frac{|g^{(k)}(x)|}{1 + |x|^\alpha} = 0.$$

When endowed with the norm :

$$\|g\|_{C^{j,\alpha}} := \sum_{k \leq j} \sup_{x \in \mathbb{R}} \frac{|g^{(k)}(x)|}{1 + |x|^\alpha}, \quad (4.7)$$

these spaces are Banach spaces, and their dual spaces are denoted by  $C^{-j,\alpha}$ .

**Proposition 28.** *Let  $\Upsilon > 0$ . The sequence  $(\eta^T)_{T \in \mathbb{R}_+}$  converges in  $\mathcal{D}([0, \Upsilon], W^{-7,1})$  when  $T \rightarrow +\infty$  to the unique solution in  $C([0, \Upsilon], C^{-7,0})$  of the following evolution equation :*

$$\langle \eta_t, f \rangle = \int_0^t \int_{\mathbb{R}} \left( Lf(x) + Jf(x) \right) \eta_s(dx) ds + W_t(f), \quad (4.8)$$

where  $W(f)$  is a Gaussian martingale of bracket  $V(f) \times t$  with :

$$V(f) = \int_{\mathbb{R}} \left( r \int_0^1 \left( f(qx) + f((1-q)x) - f(x) \right)^2 G(dq) + 2\sigma^2(x) f'(x)^2 \right) \pi(dx). \quad (4.9)$$

Notice that contrarily to the discrete case treated in [DM10], our fluctuation process has here a finite variational part.

### 4.1.3 Parasite infection and rate division depending on the infection

We consider now a particular class of Markov process along trees for models of cell division with parasite infection [14]. The process  $X$  along the branches is now more explicit but its ergodicity fails. But the many-to-one formula used for the results of the law of large numbers in Chapter 4.1.1 still holds and is a key argument. In this part, we are no longer restricting the model to constant branching rate  $r$  and this latter may depend on the infection on a monotone way.

We give here a qualitative description of our model, which is rigorously defined in [14]. First, the quantity of parasites ( $X_t : t \geq 0$ ) follows a Feller diffusion, see e.g. [IW89, Chapter IV] :

$$dX_t = gX_t dt + \sqrt{2\sigma^2 X_t} dB_t \quad (4.10)$$

started at  $x_0 > 0$ . We study the super-critical case ( $g > 0$ ) with positive variance ( $\sigma > 0$ ). Then the parasites survive with probability  $1 - \exp(-gx_0/\sigma^2) \in (0, 1)$  and upon survival their quantity goes to infinity. This model corresponds to the high density limit of a birth and death process for parasites with short lives.

The population of cells remains discrete and each cell divides in continuous time with a rate  $r(x)$  which will be here monotone, measurable and bounded on compact intervals to avoid degenerated situations. Let us still denote by  $V_t$  the set of living cells at time  $t$ , by  $N_t = \#V_t$  the cell population size at time  $t$  and by  $X_t^i$  the quantity of parasites in the cell  $i \in V_t$  at time  $t$ . Thus :

$$\sum_{i \in V_t} X_t^i = X_t.$$

When a cell containing a quantity  $x$  of parasites divides, the quantity of parasites received by inheritance by the two daughter cells are respectively  $\Theta x$  and  $(1 - \Theta)x$ . We assume here that  $\Theta$  is a random variable (r.v.) in  $[0, 1]$  such that  $\mathbb{P}(\Theta = 0) = \mathbb{P}(\Theta = 1) = 0$  since otherwise the limit theorems are degenerated : the infection in a random cell line and the proportion of infected cells go to zero. This model can be seen as a random fragmentation where the mass of the fragment follows a Feller diffusion. A fragment with mass  $x$  splits with rate  $r(x)$  into two fragments of respective masses  $\Theta x$  and  $(1 - \Theta)x$ . Similarities with the splitting intervals of [BD86, BD87] are to be noticed, where a fragment of size  $x$  splits at rate  $r(x) = x^\alpha$  ( $\alpha > 0$ ) and which amount to considering constant quantity of parasites within cells.

We aim at determining how the infection evolves in the cell population. We stress that our results do not depend on the initial quantity of parasites  $x_0 > 0$ . First, we give the asymptotic behavior of the quantity of parasites in a cell line ( $Y_t : t \geq 0$ ). This amounts to following the infection in a cell until it divides and then choose at random one of the two daughter cells. This process is a Feller diffusion  $X$  with multiplicative jumps  $\Theta$  occurring at rate  $r(\cdot)$  and we prove the following extinction criterion.

**Proposition 29.** (i) In the case where  $r(\cdot) = r$  is constant,

- ★ If  $g \leq \mathbb{E}(\log(1/\Theta))r$ , then almost surely (a.s.) there exists  $t \geq 0$  such that  $Y_t = 0$ .
- ★ Otherwise  $\mathbb{P}(\lim_{t \rightarrow +\infty} Y_t = +\infty) > 0$ .

(ii) In the case where  $r$  is an increasing function,

★ If there exists  $x_0$  such that  $g \leq \mathbb{E}(\log(1/\Theta))r(x_0)$ , then a.s. there exists  $t > 0$  such that  $Y_t = 0$ .

★ If  $g > \mathbb{E}(\log(1/\Theta)) \sup_{x \in \mathbb{R}_+} r(x)$ , then  $\mathbb{P}(\lim_{t \rightarrow +\infty} Y_t = \infty) > 0$ .

(iii) In the case where  $r$  is a decreasing function,

★ If  $g \leq \mathbb{E}(\log(1/\Theta)) \inf_{x \in \mathbb{R}_+} r(x)$ , then a.s. there exists  $t > 0$  such that  $Y_t = 0$ .

★ Otherwise,  $\mathbb{P}(\lim_{t \rightarrow +\infty} Y_t = \infty) > 0$ .

We notice that when  $r$  is constant,  $Y$  is a Feller diffusion with catastrophes, in the sens of Chapter 3.2. Thus more precise asymptotic results can be obtained, in particular the speed of extinction.

We say that the organism *recovers* when the proportion of infected cells goes to zero as time goes to infinity. But contrarily to the discrete case [19], the extinction criteria stated above do not provide directly recovery criteria for the organism. It comes from the biased phenomenon explained above. When the division rate is constant, we prove the following criterion for a.s. recovery :

**Theorem 30.** *We assume here that  $r(x) = r$  for every  $x \geq 0$ .*

(i) *If  $g \leq 2\mathbb{E}(\log(1/\Theta))r$ , then the organism recovers a.s. in the sense that :*

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{\#\{i \in V_t : X_t^i = 0\}}{N_t} = 1 \quad a.s.$$

(ii) *If  $g > 2\mathbb{E}(\log(1/\Theta))r$  then the parasites proliferate exponentially inside the cells as soon as the parasites do not become extinct in the sense that*

$$\left\{ \limsup_{t \rightarrow +\infty} \frac{\#\{i \in V_t : X_t^i \geq e^{\kappa t}\}}{N_t} > 0 \right\} = \{\forall t \geq 0, X_t > 0\} \quad a.s.$$

where  $\kappa = g - 2\mathbb{E}(\log(1/\Theta))r > 0$ .

Thus, when the division rate is constant, either the organism recovers a.s. or a positive proportion of cells becomes arbitrarily largely infected as soon as the total parasite population survives. Let us make two observations about this recovery criterion. First, thanks to unequal sharing of parasites (i.e.  $\mathbb{E}(\log(1/\Theta)) \gg 1$ ), the organism may recover a.s. although the parasite growth rate is large ( $g \gg 1$ ) and the cells' division rate is low ( $r \ll 1$ ). Second, we can remark the factor 2 in this criterion, which is inherited from the bias phenomenon of Chapter 4.1.1. Heuristically, a typical cell at a large time has divided at rate  $2r$  along its ancestral lineage. This allows the following surprising situation : the organism may recover a.s. although the quantity of parasites in a cell line goes to infinity with positive probability. For details, we refer to the last parts of [14]. We can get additional results on the average speed of infection, as mentioned in the Introduction I.1 and detailed in Section 5 of [7].

## 4.2 Discrete genealogies and non-homogeneous Markov chains

In this part, we consider Markov chains which are indexed by discrete trees. This approach is motivated in particular by the study of structured populations. The tree is

thus describing the genealogy of the population in discrete time, with non overlapping generations and the nodes of the tree are the individuals. We consider a trait in the population, which could be the location of the individual, its phenotype, its genotype or any biological characteristic. Letting this trait evolve as a Markov chain and be transmitted to the offspring with a random transition leads us to consider a Markov chain indexed by the genealogical tree. Both the underlying genealogy and the evolution of the Markov chain may be here time non-homogeneous.

Let  $(\mathcal{X}, B_{\mathcal{X}})$  be a measurable space. The process starts with an initial single individual  $\emptyset$  with trait  $X(\emptyset) \in \mathcal{X}$  whose distribution is  $\nu$ . The initial individual  $\emptyset$  produces a random number  $N = N(\emptyset)$  of individuals of generation 1, denoted by  $1, 2, \dots, N$ , with traits determined by

$$\mathbb{P}(X(1) \in dx_1, \dots, X(k) \in dx_k | N = k, X(\emptyset) = x) = P^{(k)}(0)(x, dx_1, \dots, dx_k),$$

where for each  $k, n \in \mathbb{N}$  and  $x \in \mathcal{X}$ ,  $P^{(k)}(n)(x, \cdot)$  is a probability measure on  $(\mathcal{X}^k, B_{\mathcal{X}^k})$ . More generally, each individual  $u = u_1 \dots u_n$  of generation  $n$  whose trait is  $X(u)$  yields  $N(u)$  offspring in generation  $n + 1$ , denoted by  $u1, u2, \dots, uN(u)$ , whose traits are determined by

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(X(u1) \in dx_1, \dots, X(uk) \in dx_k | N(u) = k, X(u) = x) \\ = P^{(k)}(n)(x, dx_1, \dots, dx_k). \end{aligned}$$

The individuals of each generation evolve independently, so the process enjoys the branching property. We recall the following notations. If  $u = u_1 \dots u_n$  and  $v = v_1 \dots v_m$ , then  $|u| = n$  is the length of  $u$  and  $uv = u_1 \dots u_n v_1 \dots v_m$ . We denote by

$$\mathbb{T} \in \cup_{m=0}^{\infty} \{1, 2, \dots\}^m$$

the generation tree rooted at  $\emptyset$  and we define by

$$\mathbb{G}_n := \{u \in \mathbb{T} : |u| = n\}$$

the set of all individuals in generation  $n$ . Let

$$Z_n = \sum_{u \in \mathbb{G}_n} \delta_{X(u)}$$

be the counting measure of particles of generation  $n$ . In fact, for any measurable set  $A$  of  $\mathcal{X}$ ,

$$Z_n(A) := \#\{u \in \mathbb{G}_n : X(u) \in A\}$$

denotes the number of individuals whose trait belongs to  $A$ . Our aim is to obtain the asymptotic behavior of this quantity. In particular, we write

$$N_n := Z_n(\mathcal{X})$$

and we shall consider the asymptotic proportion of individual whose trait belongs to  $A$ , which is given by  $Z_n(A)/N_n$ .

### 4.2.1 Weak law of large numbers for non-homogeneous trees

In this section, the genealogical tree  $\mathbb{T}$  is fixed (non random). We require that the size of the population in generation  $n$  goes to infinity as  $n \rightarrow \infty$ .

We consider a transition kernel  $(P^{(k)}(n)(x, dx_1, \dots, dx_k) : k, n \geq 0)$ . Then the Markov chain  $X$  along the tree  $\mathbb{T}$  is specified recursively by

$$\begin{aligned} \mathbb{E} \left[ \prod_{u \in \mathbb{G}_n} F_u(X(u1), \dots, X(uN(u))) \middle| (X(v) : |v| \leq n) \right] \\ = \prod_{u \in \mathbb{G}_n} \int F_u(x_1, \dots, x_{N(u)}) p^{N(u)}(n)(x, dx_1, \dots, dx_k). \end{aligned} \quad (4.11)$$

where  $(F_u : u \in \mathbb{T}) \in \mathcal{B}_b^{\mathbb{T}}$  and  $\mathcal{B}_b$  is the set of bounded measurable functions from  $\cup_{k \geq 0} \mathcal{X}^k$  to  $\mathbb{R}$ . The trees rooted at  $u$  are defined similarly :

$$\mathbb{T}(u) := \{v : uv \in \mathbb{T}\}, \quad \mathbb{G}_n(u) := \{v : uv \in \mathbb{T}, |v| = n\}$$

For two different individuals  $u, v$  of a tree, write  $u < v$  if  $u$  is an ancestor of  $v$ , and denote by  $u \wedge v$  the nearest common ancestor of  $u$  and  $v$  in the means that  $|w| \leq |u \wedge v|$  if  $w < u$  and  $w < v$ .

**Proposition 31.** *Let  $A \in \mathcal{B}_{\mathcal{X}}$ . We assume that*

- (i)  $N_n \rightarrow \infty$  as  $n \rightarrow \infty$ ;
- (ii)  $\limsup_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}(|U_n \wedge V_n| \geq K) \rightarrow 0$  as  $K \rightarrow \infty$ , where  $U_n, V_n$  are two individuals uniformly and independently chosen in  $\mathbb{G}_n$ ;
- (iii) there exists  $\mu(A) \in \mathbb{R}$  such that for all  $u \in \mathbb{T}$  and  $x \in \mathcal{X}$ ,

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P} \left( X(U_n^{(u)}) \in A \middle| X(u) = x \right) = \mu(A),$$

where  $U_n^{(u)}$  denotes an individual uniformly chosen in  $\mathbb{G}_n(u)$ .

Then

$$\frac{Z_n(A)}{N_n} \rightarrow \mu(A) \quad \text{in } L^2.$$

The Assumption (ii) means that the common ancestor of two individuals chosen randomly is at the beginning of the tree. Then assumption (iii) ensures that any sampling is giving the same distribution. The assumptions (i–ii) hold for many classical genealogies, such as branching genealogies (see below). Moreover the result can be stated for a genealogical tree  $\mathbb{T}_n$  depending on  $n$ , so we can capture the genealogies of Wright Fisher or Moran model's when we let the size of the population go to infinity. We provide below a result which weakens the Assumption (ii), since the most recent common ancestor can be in the middle of the tree.

The assumption (iii) is difficult to obtain in general. It becomes clear in the symmetric and homogeneous case. More precisely it holds if

$$p(x, dx_i) := P^{(k)}(n)(x, \mathcal{X}^{k-i} dx_i \mathcal{X}^{i-1}) \text{ does not depend on } k, n, i$$

and  $\mathbb{P}_x(Y_n \in A) \rightarrow \mu(A)$  as  $n \rightarrow \infty$ , for every  $x$ , where  $Y_n$  is a Markov chain with transition kernel  $p$ . This problem is related to the ergodicity of  $Y$ . Sufficient conditions for the ergodicity of a Markov chain are known in literature, and we refer e.g. to [MT09].

**Proposition 32.** *Let  $A \in B_{\mathcal{X}}$ . We assume that*

- (i)  $N_n \rightarrow \infty$  as  $n \rightarrow \infty$ ;
- (ii)  $\limsup_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}(|U_n \wedge V_n| \geq n - K) \rightarrow 0$  as  $K \rightarrow \infty$ , where  $U_n, V_n$  are two individuals uniformly and independently chosen in  $\mathbb{T}_n$ ;
- (iii) there exists  $\mu(A) \in \mathbb{R}$  such that

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \sup_{u \in \mathbb{T}, x \in \mathcal{X}} \left| \mathbb{P} \left( X(U_n^{(u)}) \in A \mid X(u) = x \right) - \mu(A) \right| = 0,$$

where  $U_n^{(u)}$  denotes an individual uniformly chosen in  $\mathbb{T}_n(u)$ .

Then

$$\frac{Z_n(A)}{N_n} \rightarrow \mu(A) \quad \text{in } L^2.$$

We note that the assumption (ii) is weaker than its counterpart in the previous Proposition. It is satisfied for any tree  $\mathbb{T}$  where each individual has at most  $q$  (constant) offspring. Here also the result can be stated with  $\mathbb{T}$  depending on  $n$ . Considering the symmetric and homogeneous case described above, (iii) is satisfied when the strong ergodicity of the associated Markov chain holds. It is the case for example in finite state space or under Doeblin type conditions.

#### 4.2.2 Weak law of large numbers for some Markov chains along branching processes in random environment

By now, the genealogical tree  $\mathbb{T}$  may be random. The population evolves following a branching process in random environment (BPRE), described as follows. Let  $\xi = (\xi_0, \xi_1, \dots)$  be a sequence of random variables taking values in some measurable space  $\Omega$ , which will come in applications below from a stationary and ergodic process. Each  $\xi_n$  corresponds to a probability distribution on  $\mathbb{N}$ , denoted by  $p(\xi_n) = \{p_k(\xi_n) : k \geq 0\}$ . This infinite vector  $\xi$  is called a *random environment*.

We consider random measurable transition kernels  $(P_{\xi_n}^{(k)}(x, dx_1, \dots, dx_k) : k, n \geq 0)$ , which are indexed by the  $n$ th environment component  $\xi_n$ . The process  $X$  is a Markov chain along the random tree  $\mathbb{T}$  with transition kernels  $p$ . Conditionally on  $(\xi, \mathbb{T})$ , the process is constructed following (4.11). More specifically, the successive offspring distributions are  $\{p(\xi_n)\}$ , so that the number of offspring  $N(u)$  of individual  $u$  of generation  $n$  is distributed as  $p(\xi_n)$  and the traits of its offspring  $\{X(ui)\}$  are determined by

$$\begin{aligned} \mathbb{P}_{\xi}(X(u1) \in dx_1, \dots, X(uk) \in dx_k \mid N(u) = k, X(u) = x) \\ = P_{\xi_n}^{(k)}(x, dx_1, \dots, dx_k). \end{aligned}$$

We note that the offspring number  $N(u)$  does not depend on the parent's trait  $X(u)$ , and the offspring traits  $\{X(ui) : i = 1, \dots, N(u)\}$  may depend on  $N(u), X(u)$  and  $\xi_n$ .

Given  $\xi$ , the conditional probability will be denoted by  $\mathbb{P}_{\xi}$  and the corresponding expectation by  $\mathbb{E}_{\xi}$ . Denote  $m_n = \sum_k p_k(\xi_n)$  for  $n \geq 0$  and

$$M_0 = 1 \quad \text{and} \quad M_n = m_0 \cdots m_{n-1} \quad \text{for } n \geq 1.$$

In the rest of this section, we make the following classical assumptions in the supercritical case :



- Assumption 8.** (i) The environment  $\xi = (\xi_0, \xi_1, \dots)$  is stationary ergodic.  
(ii) We assume that  $\mathbb{P}(m_0 = 0) = 0$ ,  $\mathbb{P}(p_0(\xi_0) = 1) < 1$  and  $\mathbb{E}(\log m_0) < \infty$ .  
(iii) We focus on the supercritical non degenerated case

$$\mathbb{E}(\log m_0) > 0, \quad \mathbb{E} \left( \log \frac{\mathbb{E}_\xi N^2}{m_0^2} \right) < \infty. \quad (4.12)$$

We recall from [AK71b] that this Assumption ensures that the process  $N_n/M_n$  goes to a finite random variable  $W$ , which is positive on the non extinction event and that this latter has positive probability.

We first give a forward law of large numbers in generation  $n$  for the model introduced above, with the help of an auxiliary Markov process constructed as follows. Let us introduce  $T\xi = (\xi_1, \xi_2, \dots)$  if  $\xi = (\xi_0, \xi_1, \dots)$  and the random transition probability

$$Q_n(x, \cdot) = Q(T^n \xi; x, \cdot) := \frac{1}{m_n} \sum_{k=0}^{\infty} p_k(\xi_n) \sum_{i=1}^k P_{\xi_n}^{(k)}(x, \mathcal{X}^{i-1} \times \cdot \times \mathcal{X}^{k-i}).$$

We note that for each  $\xi \in \Omega$ , the Markov transition kernel  $Q(\xi; \cdot, \cdot)$  is a function from  $\mathcal{X} \times B_{\mathcal{X}}$  into  $[0, 1]$  satisfying :

- for each  $x \in \mathcal{X}$ ,  $Q(\xi; x, \cdot)$  is a probability measure on  $(\mathcal{X}, B_{\mathcal{X}})$ ;
- for each  $A \in B_{\mathcal{X}}$ ,  $Q(\xi; \cdot, A)$  is a  $B_{\mathcal{X}}$ -measurable function on  $\mathcal{X}$ .

Given the environment  $\xi$ , we define an auxiliary Markov chain in varying environment  $Y$ , whose transition probability in generation  $j$  is  $Q_j$  :

$$\mathbb{P}_\xi(Y_{j+1} = y | Y_j = x) = Q_j(x, y).$$

As usual, we denote by  $\mathbb{P}_{\xi, x}$  the quenched probability when the process  $Y$  starts from the initial value  $x$ , and by  $\mathbb{E}_{\xi, x}$  the corresponding expectation. As stated below, the convergence of the measure  $Z_n(\cdot)$  normalized comes from the ergodic behavior of  $Y_n$ . In the same vein as [DM10], we have

**Theorem 33.** Let  $A \in B_{\mathcal{X}}$ . We assume that there exists a sequence  $(\mu_{\xi, n}(A))_n$  such that for almost every  $\xi$  and for each  $r \in \mathbb{N}$ ,

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}_{T^r \xi, x}(Y_{n-r} \in A) - \mu_{\xi, n}(A) = 0 \quad \text{for every } x \in \mathcal{X}, \quad (4.13)$$

Then we have for almost all  $\xi$ ,

$$\frac{Z_n(A)}{M_n} - \mu_{\xi, n}(A)W \rightarrow 0 \quad \text{in } \mathbb{P}_\xi\text{-}L^2,$$

and conditionally on the non-extinction event,

$$\frac{Z_n(A)}{N_n} - \mu_{\xi, n}(A) \rightarrow 0 \quad \text{in } \mathbb{P}_\xi\text{-probability.}$$

This forward result theorem is adapted to the underlying branching genealogy. For sufficient (and necessary) conditions of weak ergodicity of  $Y$ , we refer to [091] for Markov chain with stationary random transition and mention [M13] for non-homogeneous Markov chains. . In [5], we also derive a law of large numbers backward in time, which

yield more general conditions of ergodicity in the random environment framework. We also get in [5] some analogous asymptotic limit theorems for the repartition of the individuals in branching random walk in random environment and provide some examples.

In the framework of Markov chains with stationary and ergodic environments, quenched ergodic theorems extending Birkhoff's theorem are known, see e.g. [091, S94]. They ensure the convergence

$$\frac{1}{n} \sum_{k=1}^n Q_0 \cdots Q_{k-1}(x, \cdot) \quad \text{as } n \rightarrow \infty$$

where the limit does not depend on  $x \in \mathcal{X}$ . It leads us to consider the following limit theorems on the whole tree, where each generation of the tree has the same mean weight in the limit. Such an approach is both adapted to the branching (forward) genealogy and the convergence of the underlying auxiliary time non-homogeneous Markov chain  $Y$ , whose transition are stationary and ergodic. It differs from the usual limit theorem on the whole tree [G07, DM10] where each cell has the same weight, but not each generation.

**Theorem 34.** *Let  $A \in B_{\mathcal{X}}$ . We assume that there exists  $\mu(A) \in \mathbb{R}$  such that for almost all  $\xi$ ,*

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n \mathbb{P}_{\xi, x}(Y_k \in A) = \mu(A) \quad \text{for every } x \in \mathcal{X}.$$

*Then we have for almost all  $\xi$ ,*

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n \frac{Z_k(A)}{M_k} = \mu(A)W \quad \text{in } \mathbb{P}_{\xi}\text{-}L^2.$$

*and, on the non extinction event,*

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n \frac{Z_k(A)}{N_k} = \mu(A) \quad \text{in } \mathbb{P}_{\xi}\text{-probability.}$$

## Chapitre 5

# Branching Markov chains and sampling

In the previous Chapter, we worked under neutral assumptions : the trait of the individual did not influence the reproduction and thus the genealogy. In this framework, we provided several weak law of large numbers and a strong one in the particular case of branching diffusions.

Now we restrict ourselves to branching genealogies in discrete time but we take into the dependence of the reproduction law with respect to the trait of the individual. This framework raises new questions and in particular the characterization of the growth rate of the population and the persistence of the population. We have first investigated such questions with ecological motivations in works in collaboration with Clément Dombry and Christian Mazza [13] and Amaury Lambert [10]. The questions were respectively linked to population dynamics with phenotypic diversity in fluctuating environment and metapopulations, with a finite number of traits. Here we consider a more general framework, including infinite number of types. We focus first on the growth rate of the population and refer to first Section below, so as to Chapter 1.3 for some persistence criterium in fixed environment. Then, we consider the distribution of types in the population for large times. Finally in Chapter 5.3, we deal with local densities and extremal individuals in such models, with an additional monotonicity assumption. In particular, this yields some application to the infection Kimmel's cell model studied in [19].

The results given here also authorize varying environments. They are taken from [3], where additional applications and examples can be found.

We are interested in a branching Markov chain, which means a multitype branching process whose number of types may be infinite. The environment may evolve (randomly) but when the environment, each individual evolves independently and the (quenched branching property hold).

Let  $(E, T)$  be a pair consisting of a set  $E$  of environments and an invertible map  $T$  on  $E$ . One can keep in mind the case when the environment is  $\mathbf{e} = (e_i : i \in \mathbb{Z})$  and  $T\mathbf{e} = (e_{i+1} : i \in \mathbb{Z})$ .

Let  $(\mathcal{X}, \mathcal{B}_{\mathcal{X}})$  be a measurable space which gives the state space of the branching Markov chain. The example  $\mathcal{X} \subset \mathbb{R}^d$  will be relevant for the applications.

For each  $k \in \mathbb{N}$  and  $\mathbf{e} \in E$ , let  $P^{(k)}(\cdot, \mathbf{e}, \cdot)$  be a function from  $\mathcal{X} \times \mathcal{B}_{\mathcal{X}^k}$  into  $[0, 1]$  which satisfies

- a) For each  $x \in \mathcal{X}$ ,  $P^{(k)}(x, \mathbf{e}, \cdot)$  is a probability measure on  $(\mathcal{X}, \mathcal{B}_{\mathcal{X}^k})$ .  
 b) For each  $A \in \mathcal{B}_{\mathcal{X}^k}$ ,  $P^{(k)}(\cdot, \mathbf{e}, A)$  is a  $\mathcal{B}_{\mathcal{X}}$  measurable function.

In the whole paper, we use the classical notation  $u = u_1 u_2 \dots u_n$  with  $u_i \in \mathbb{N}^*$  to identify each individual in the population. We denote by  $|u| = n$  the generation of the individual  $u$ , by  $N(u)$  the number of offsprings of the individual  $u$  and by  $X(u) \in \mathcal{X}$  the trait (or position) of the individual  $u$ .

Each individual with trait  $x \in \mathcal{X}$  which lives in environment  $\mathbf{e} \in E$  gives birth independently to a random number of offsprings, whose law both depend on  $x$  and  $\mathbf{e}$ . This number of offsprings is distributed as a r.v.  $N(x, \mathbf{e})$  whose mean is denoted by

$$m(x, \mathbf{e}) = \mathbb{E}(N(x, \mathbf{e})).$$

In the whole chapter, we assume that  $m(x, \mathbf{e}) > 0$  for each  $x \in \mathcal{X}$ ,  $\mathbf{e} \in E$  for convenience. A natural framework for our models will be given  $\mathbf{e} = (e_i : i \in \mathbb{Z})$  and  $N(x, \mathbf{e})$  depends only on  $x$  and  $e_0$ , so that  $e_i$  yields the environment in generation  $i$  and the reproduction law in generation  $i$  just depends on  $e_i$ .

If the environment is  $\mathbf{e}$ , we denote by  $\mathbb{P}_{\mathbf{e}}$  the associated probability. The distribution of the traits of the offsprings of the individual  $u$  living in generation  $n$  ( $|u| = n$ ) is given by

$$\begin{aligned} \mathbb{P}_{\mathbf{e}}(X_{u_1} \in dx_1, \dots, X_{u_k} \in dx_k \mid (X(v) : |v| \leq n), N(u) = k) \\ = P^{(k)}(X(u), T^n \mathbf{e}, dx_1 \dots, dx_k). \end{aligned}$$

In other words, one individual with trait  $x$  living in environment  $\mathbf{e}$  gives birth to a set of individuals  $(X_1, \dots, X_{N(x, \mathbf{e})})$  whose trait are specified by  $(P^{(k)}(\mathbf{e}, x, \cdot) : k \in \mathbb{N}, \mathbf{e} \in E)$ . This process is a multitype branching process in varying environment where the types take value in  $\mathcal{X}$ . They have been largely studied for finite number of types, whereas much less is known or understood in the infinite case, but some results due to Seneta, Vere Jones, Moy, Kesten for countable types.

The case of branching random walk has attracted lots of attention from the pioneering works of Biggins. Then  $\mathcal{X} = \mathbb{R}^d$  and the transitions  $P^{(k)}$  are invariant by translation, i.e.  $P^{(k)}(x, \mathbf{e}, x + dx_1 \dots, x + dx_k)$  does not depend on  $x \in \mathcal{X}$ . Recently, fine results have been obtained about the extremal individuals and their genealogy for such models, see e.g. [S08, HS09, AS10]. Such methods and results have been extended to branching random walk in random environment. In particular the recurrence property [M08], the survival and the growth rate [GMPV10, CP07, CY11], central limit theorems [Y08, N11] and large deviations results [HL11b] have been obtained.

As far as I see, the methods used for such models and in particular the spectral methods and martingale arguments are not easily adaptable to the general case considered here. We are motivated by applications to models for biology and ecology such as cell division models for cellular aging [G07] or parasite infection [19] and reproduction-dispersion models in non-homogeneous environment. For that purpose, we are inspired by the utilization of auxiliary Markov chains, branching decomposition and  $L^2$  computations, in the vein of the works of Athreya and Khang [AK98a, AK98b], Guyon [G07]. The applications and references will be given along the paper.

We are interested in the evolution of the measure associated to the traits of the individuals :

$$Z_n := \sum_{|u|=n} \delta_{X(u)}$$

and more specifically by  $Z_n(A_n) = \#\{u : |u| = n, X(u) \in A_n\}$ . We also define

$$Z_n(f) = \sum_{|u|=n} f(X(u)), \quad f_n \cdot Z_n = \sum_{|u|=n} \delta_{f_n(X(u))}.$$

First, we want to know if the process may survive globally and how it would grow. Thus, the next section extends the growth rate characterization of [10] for metapopulations to infinite number of patches and varying environment. Then (Chapter 5.2), we study the repartition of the population and focus the asymptotic behavior of the proportions of individuals whose trait belongs to  $A$ , i.e.  $Z_n(\mathcal{X})/Z_n(A)$ . It is inspired by [AK98a, ?, 5] and extends the law of large numbers to both varying environment and trait dependent reproduction. We add that we take into account some possible renormalization of the traits via a function  $f_n$  to cover non recurrent positive cases. Finally, we provide some asymptotic results about  $Z_n(A_n)$ , outside the range of law of large numbers. It relies on the large deviations of the auxiliary process and the trajectory associated with. As an application we can derive the position of the extremal particles in some monotone models motivated by biology, where new behaviors appear.

The probabilistic approach we follow yields a way to simulate the long time distribution of the population and will be applied to some biological models motivated by cell division or reproduction - dispersion dynamics.

We end up the introduction with recalling some classical notations. If  $u = u_1 \cdots u_n$  and  $v = v_1 \cdots v_m$ , then  $uv = u_1 \cdots u_n v_1 \cdots v_m$ . For two different individuals  $u, v$  of a tree, write  $u < v$  if  $u$  is an ancestor of  $v$ , and denote by  $u \wedge v$  the nearest common ancestor of  $u$  and  $v$  in the means that  $|w| \leq |u \wedge v|$  if  $w < u$  and  $w < v$ .

## 5.1 Growth rate of the population

We denote by  $\rho_{\mathbf{e}} = \lim_{n \rightarrow \infty} n^{-1} \log \mathbb{E}_{\mathbf{e}}(Z_n)$  the growth rate of the population in the environment  $\mathbf{e}$ , when it exists.

We are giving an expression of this growth rate in terms of a Markov chain associated with a random lineage. Its transition kernel is defined by

$$P(x, \mathbf{e}, dy) := \frac{1}{m(x, \mathbf{e})} \sum_{k \geq 1} \mathbb{P}(N(x, \mathbf{e}) = k) \sum_{i=1}^k P^{(k)}(x, \mathbf{e}, \mathcal{X}^{i-1} dy \mathcal{X}^{k-i})$$

so that the auxiliary Markov chain  $X$  is given by

$$\mathbb{P}_{\mathbf{e}}(X_{n+1} \in dy | X_n = x) = P(x, T^n \mathbf{e}, dy).$$

It means that we follow a lineage by choosing uniformly at random one of the offspring at each generation, biased by this number of offsprings.

We assume now that  $\mathcal{X}$  is a locally compact polish space endowed with a complete metric and its Borel  $\sigma$  field. Moreover  $E$  is a Polish Space and  $T$  is an homomorphism. We endow  $\mathcal{M}_1(\mathcal{X} \times E)$  with the weak topology, where  $\mathcal{M}_1(\mathcal{X} \times E)$  is the space of probabilities on  $\mathcal{X} \times E$ . It is the smallest topology such that  $\mu \in \mathcal{M}_1(\mathcal{X} \times E) \rightarrow \int_{\mathcal{X} \times E} f(z) \mu(dz)$  is continuous as soon as  $f$  is continuous and bounded.

**Definition 1.** We say that  $X$  satisfies a Large Deviation Principle (LDP) with good rate function  $I_{\mathbf{e}}$  in environment  $\mathbf{e}$  when there exists a lower semi continuous function  $I : \mathcal{X} \times E \rightarrow \mathbb{R}$  with compact level subsets<sup>1</sup> for the weak topology such that

$$L_n^{\mathbf{e}} = \frac{1}{n+1} \sum_{k=0}^n \delta_{X_k, T^k \mathbf{e}}$$

satisfies for every  $x \in \mathcal{X}$

$$\limsup_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \mathbb{P}_{\mathbf{e}, x}(L_n \in F) \leq - \inf_{z \in F} I_{\mathbf{e}}(z)$$

for every closed set  $F$  of  $\mathcal{M}_1(\mathcal{X} \times E)$ , and

$$\liminf_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \mathbb{P}_{\mathbf{e}, x}(L_n \in O) \geq - \inf_{z \in O} I_{\mathbf{e}}(z)$$

for every open set  $O$  of  $\mathcal{M}_1(\mathcal{X} \times E)$ .

The existence of such a principle is classical for fixed environment  $E = \{\mathbf{e}\}$ , finite  $\mathcal{X}$ , under irreducibility assumption. We refer to Sanov's theorem, see e.g. chapter 6.2 in [DZ98]. We note that the principle can be extended to periodic environments, taking care of the irreducibility. We are using an analogous result for stationary random environment to get forthcoming Corollary 37, under Doeblin conditions, which is due to [S94].

The first question that we tackle now is the mean growth rate of the population. The branching property yields the linearity of the operator  $\mu \rightarrow m(\mu) = \mathbb{E}_{\mathbf{e}, \mu}(Z_1(\cdot))$  for some measurable set  $A$ .

In the case of fixed environment,  $P$  and  $N$  do not depend on  $\mathbf{e}$ , so  $m$  is also fixed and the mean growth rate of the process  $Z$  is the limit of  $\log \|m^n\|_1 / n$ , with  $\|\cdot\|$  an operator norm. If  $\mathcal{X}$  is finite, it yields the Perron-Frobenius eigenvalue under strong irreducibility assumption, with a min max representation due to Collatz-Wielandt. Krein-Rutman theorem gives an extension to infinite dimension space requiring compactness of the operator  $m$  and strict positivity.

In the random environment case, it corresponds to the Lyapounov exponent and quenched asymptotic results can be obtained in the case  $\mathcal{X}$  is finite [FK60]. Then, the process is a branching process in random environment and we refer to [AK71b, K74a] for extinction criteria and [T88] for its growth rate.

To go beyond these assumptions and get an interpretation of the growth rate in terms of reproduction-dispersion dynamics, we provide here an other characterization. This is a functional large deviation principle relying on Varadhan's lemma. It allows to decouple the reproduction and dispersion. It yields an extension of Theorem 5.3 in [10] both for varying environment and infinite state space  $\mathcal{X}$ . We refer to this latter article for motivations in ecology, more specifically for metapopulations. The next Corollary then puts in light the dispersion strategy followed by typical individuals of the population for large times.

---

1. It means that  $\{\mu \in \mathcal{M}_1(\mathcal{X} \times E) : I(\mu) \leq l\}$  is compact for the weak topology

**Theorem 35.** *Assume that  $X$  satisfies a LDP with good rate function  $I_{\mathbf{e}}$  in environment  $\mathbf{e}$  and  $\log m : \mathcal{X} \times E \rightarrow (-\infty, \infty)$  is continuous and bounded. Then, for every  $x \in \mathcal{X}$ ,*

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \mathbb{E}_{\mathbf{e}, \delta_x}(Z_n(\mathcal{X})) = \sup_{\mu \in \mathcal{M}_1(\mathcal{X} \times E)} \left\{ \int_{\mathcal{X} \times E} \log(m(x, e)) \mu(dxde) - I_{\mathbf{e}}(\mu) \right\} := \varrho_{\mathbf{e}}$$

and

$$M_{\mathbf{e}} := \left\{ \mu \in \mathcal{M}_1(\mathcal{X} \times E) : \int \log(m(x, e)) \mu(dxde) - I_{\mathbf{e}}(\mu) := \varrho_{\mathbf{e}} \right\}$$

is compact and non empty.

In particular,  $\limsup_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log Z_n(\mathcal{X}) \leq \varrho_{\mathbf{e}}$  a.s. The limit can hold only on the survival event. It is the case under classical  $N \log N$  moment assumption for finite state space  $\mathcal{X}$ , see e.g. [LPP95] for one type of individual and fixed environment and [AK71b] in random environment. But it is a rather delicate problem when the number of types is infinite.

We introduce now the event

$$\mathcal{S} := \left\{ \liminf_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log Z_n(\mathcal{X}) \geq \varrho_{\mathbf{e}} \right\}.$$

Conditionally on  $\mathcal{S}$ , we let  $U_n$  be an individual uniformly chosen at random in generation  $n$ . Let us then define the trait frequency up to time  $n$  and the associated environment :

$$\nu_n(A) := \frac{1}{n+1} \#\{0 \leq i \leq n : (X_i(U_n), T^i \mathbf{e}) \in A\} \quad (A \in \mathcal{B}_{\mathcal{X} \times E}).$$

where  $X_i(u)$  is the trait of the ancestor of  $u$  in generation  $i$ . We prove that the support of  $\nu_n$  converges in probability to  $M_{\mathbf{e}}$  on the event  $\mathcal{S}$ .

**Corollary 36.** *Under the assumptions of Theorem 35, we further suppose that  $\varrho_{\mathbf{e}} > 0$  and  $\mathcal{S}$  has positive probability. Then, for every  $x \in \mathcal{X}$ ,*

$$\mathbb{P}_{\mathbf{e}, \delta_x}(\nu_n \in F | \mathcal{S}) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 0$$

for every closed set  $F$  of  $\mathcal{M}_1(\mathcal{X} \times E)$  which is disjoint of  $M_{\mathbf{e}}$ .

This result yields an information on the pedigree [NJ84] or ancestral lineage of a typical individual. It says that the trait frequency of the lineage of a typical individual converges to one of the argmax of  $\varrho_{\mathbf{e}}$ . We are going a bit farther in the next Section, with a description of this ancestral lineage via size biased random choice. Seeing the population from a typical individual via spine decomposition has been firstly achieved for Galton-Watson processes in [LPP95]. We refer to [KLPP97] for an extension to multitype Galton-Watson processes, [GB08] for continuous time and [G99] for related results in varying environment.

Let us now specify the theorem for stationary ergodic environment  $\mathcal{E} \in E$ , under Doeblin type assumptions. Following [S94], we let  $\pi$  be a  $T$  invariant ergodic probability, i.e.  $\pi \circ T^{-1} = \pi$  and if  $A \in \mathcal{B}_E$  satisfies  $T^{-1}A = A$ , then  $\pi(A) \in \{0, 1\}$ . Then we need :

**Assumption D.** There exist a positive integer  $b$ , a  $T$  invariant subset  $E'$  of  $E$  and a measurable function  $M : E \rightarrow [1, \infty)$  such that  $\log M \in L^1(\pi)$ ,  $\pi(E') = 1$  and for all  $x, y \in \mathcal{X}$ ,  $A \in \mathcal{B}_{\mathcal{X}}$  and  $\mathbf{e} \in E'$ ,

$$P^b(x, \mathbf{e}, A) \leq M(\mathbf{e})P^b(y, \mathbf{e}, A).$$

We denote by  $V_b(\mathcal{X} \times E)$  the set of bounded continuous functions that map  $\mathcal{X} \times E$  into  $[1, \infty)$  to state the result.

**Corollary 37.** *Under Assumption D, if  $\log m(\cdot, \mathcal{E})$  is  $\pi$  a.s. bounded and continuous, we have  $\pi$  a.s., for every  $x \in \mathcal{X}$ ,*

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \mathbb{E}_{\mathcal{E}, \delta_x}(Z_n(\mathcal{X})) = \sup_{\mu \in \mathcal{M}(\mathcal{X} \times E)} \left\{ \int \log(m(x, e)) \mu(dx, de) - I(\mu) \right\},$$

where  $I$  is defined by

$$I(\mu) := \sup \left\{ \int_{\mathcal{X} \times E} \log \left( \frac{u(x, e)}{\int_{\mathcal{X}} P(x, e, dy) u(y, Te)} \right) \mu(dx, de) : u \in V_b(\mathcal{X} \times E) \right\}.$$

## 5.2 Law of large numbers and typical genealogy

We consider the mean measure under the environment  $\mathbf{e}$  :

$$m_n(x, \mathbf{e}, A) := \mathbb{E}_{\mathbf{e}, \delta_x}(Z_n(A)) = \mathbb{E}_{\mathbf{e}, \delta_x}(\#\{u : |u| = n, X(u) \in A\}) \quad (A \in \mathcal{B}_{\mathcal{X}}).$$

It yields the mean number of descendant in generation  $n$  whose trait belongs  $A$ , of an initial individual with trait  $x$ . Similarly we consider its mean number of descendants in generation  $n$ . We define a new family of Markov kernel  $Q_n$  by

$$Q_n(x, \mathbf{e}, dy) := m_1(x, \mathbf{e}, dy) \frac{m_{n-1}(y, T\mathbf{e}, \mathcal{X})}{m_n(x, \mathbf{e}, \mathcal{X})}.$$

The fact that  $Q_n(x, \mathbf{e}, \mathcal{X}) = 1$  for all  $n \in \mathbb{N}$ ,  $x \in \mathcal{X}$ ,  $\mathbf{e} \in E$  comes directly from the branching property. We introduce the associated semigroup, more precisely the successive composition of  $Q_j$  between the generations  $i$  and  $n$  :

$$Q_{i,n}(x, \mathbf{e}, A) = Q_{n-i}(x, T^i \mathbf{e}, \cdot) * Q_{n-i-1}(\cdot, T^{i+1} \mathbf{e}, \cdot) * \cdots * Q_1(\cdot, T^{n-1} \mathbf{e}, \cdot)(A),$$

where we recall the notation  $Q(x, \cdot) * Q'(\cdot, \cdot)(A) = \int_{\mathcal{X}} Q(x, dy) Q'(y, A)$ . The next section links the semigroups  $m_n$  and  $Q_{0,n}$ .

### 5.2.1 The auxiliary process and the many-to-one formula

The following many-to-one formula links the expectation of the number of individuals whose trait belongs to  $A$  to the probability that the Markov chain associated to the kernel  $Q_n$  belongs to  $A$ .

**Lemma 38.** *For all  $n \in \mathbb{N}$ ,  $x \in \mathcal{X}$  and  $F \in \mathcal{B}(\mathcal{X}^{n+1})$  non-negative, we have*

$$\mathbb{E}_{\mathbf{e}, \delta_x} \left( \sum_{|u|=n} F(X_0(u), \dots, X_n(u)) \right) = m_n(x, \mathbf{e}, \mathcal{X}) \mathbb{E}_{\mathbf{e}, x}(F(Y_0^{(n)}, \dots, Y_n^{(n)})),$$



where  $(Y_i^{(n)} : i = 0, \dots, n)$  is a non-homogeneous Markov chain whose kernels are given by  $(Q_{n-i}(\cdot, T^i \mathbf{e}, \cdot) : i = 0, \dots, n-1)$ . In particular for each  $f \in \mathcal{B}(\mathcal{X})$  non-negative,

$$m_n(x, \mathbf{e}, f) = m_n(x, \mathbf{e}, \mathcal{X}) Q_{0,n}(x, \mathbf{e}, f),$$

where we recall the notation  $\nu(f) = \int_{\mathcal{X}} f(y) \nu(dy)$ .

We note that  $m_n(x, \mathbf{e}, \mathcal{X})$  is the mean number of individuals in generation  $n$  considered in the previous Section. Here, combining the branching property and the lemma above yields an other expression of the growth rate, linked with the ergodic behavior of  $Q_{0,n}$  we are considering below :

$$\frac{m_{n+1}(x, \mathbf{e}, \mathcal{X})}{m_n(x, \mathbf{e}, \mathcal{X})} = \int_{\mathcal{X}} m(y, T^n \mathbf{e}) Q_{0,n}(x, \mathbf{e}, dy).$$

The many-to-one formula is linked to the spine decomposition mentioned above and  $Q_{0,n}$  yield the dynamic of the trait of a typical individual in a size biased tree, i.e. the Markov chain "along the spine". Additional work is required to describe the whole process from the spine, exhibiting i.i.d. processes initiated with a size biased distribution, following [LPP95]. The second part of the Lemma is an extension of the many-to-one formula for binary tree [G07], Galton-Watson trees [DM10] and Galton-Watson trees in stationary random environments [5]. In continuous time, many-to-one formula and formula for forks can be found in [12]. But these later do not let the reproduction depend on the trait.

Our aim is now to get ride of the expectation and obtain the repartition of the population for large times. We want to derive it from the asymptotic distribution of this auxiliary Markov chain with kernel  $Q_n$  and prove a law of large number on the proportions of individuals whose trait belongs to  $A$ . One approach would be to find a martingale via maximal eigenvalue and eigenvector, as for finite type and fixed environment. It has been extended to branching processes with infinite number of types in [A00] but the assumptions required are not easily fulfilled, at least regarding the biological and ecological motivations we give in this work. Moreover the generalization to varying environment seems more adapted to the technicals described here. Thus, we are here following ideas developed in [AK98a, AK98b] using the branching property and the growth of the population or that in [G07] relying on  $L^2$  computations and control of the underlying genealogy.

### 5.2.2 Branching decomposition

In this part, we focus on the particular case when extinction does not occur and actually assume that the population has a positive growth rate. We have then the following strong law of large numbers, when the mass of the process grows geometrically :

$$\mathcal{T} := \left\{ \forall n, Z_n(\mathcal{X}) > 0; \liminf_{n \rightarrow \infty} \frac{Z_{n+1}(\mathcal{X})}{Z_n(\mathcal{X})} > 1 \right\}.$$

**Theorem 39.** *Let us fix  $\mathbf{e} \in E$  and  $f \in \mathcal{B}_b(\mathcal{X})$ . We assume that there exists a measure  $\nu$  with finite first moment such that for all  $x \in \mathcal{X}, k, l \geq 0$ ,*

$$\mathbb{P}_{\mathbf{e}}(N(x, T^k \mathbf{e}) \geq l) \leq \nu[l, \infty). \quad (5.1)$$

Assume also that there exists a sequence of probability measure  $\mu_n$  such that

$$\sup_{\lambda \in \mathcal{M}_1(\mathcal{X})} |Q_{i,n}(\lambda, T^i \mathbf{e}, f \circ f_n) - \mu_n(f)| \longrightarrow 0, \quad (5.2)$$

uniformly for  $n - i \rightarrow \infty$ . Then,

$$\frac{f_n \cdot Z_n(f)}{m_n(x, \mathbf{e}, \mathcal{X})} - \mu_n(f) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 0 \quad \mathbb{P}_{\mathbf{e}} \text{ a.s. on the event } \mathcal{T}. \quad (5.3)$$

This result extends [AK98a, AK98b] to the case when the reproduction law may depend on the trait, the Markov kernel  $P^{(k)}$  is not a direct product of the same kernel and to time varying environment. It yields a strong law of large numbers relying on the uniform ergodicity of the auxiliary Markov chain  $Q_{i,n}$ . The assumption of a.s. survival and positive growth rate will be relaxed in the next part using  $L^2$  assumptions.

### 5.2.3 $L^2$ approach

In this Section, we state weak and strong law of large numbers using  $L^2$  computations with ergodicity of the auxiliary Markov chain and a control on the most recent common ancestor of the individuals.

We recall the notations  $Q(\lambda, \mathbf{e}, f)(x) = \int_{\mathcal{X}^2} \lambda(dx) Q(x, \mathbf{e}, dy) f(y)$  and  $\mathcal{B}(\mathcal{X})$  for the set of measurable functions from  $\mathcal{X}$  to  $\mathbb{R}$ . We note  $\mathcal{B}_b(\mathcal{X})$  the set of measurable functions from  $\mathcal{X}$  to  $\mathbb{R}$ , which are bounded by  $b$ .

The main assumption we are using concern the ergodic behavior of the time non-homogeneous auxiliary Markov chain associated to the transitions kernels  $Q_{i,n}$ .

**Assumption E.** Let  $\mathbf{e}_n \in E$ ,  $\mathcal{F} \subset \mathcal{B}(\mathcal{X})$ ,  $f_n \in \mathcal{B}(\mathcal{X})$  and  $\mu_n \in \mathcal{M}(\mathcal{X})$  for each  $n \in \mathbb{N}$ .

(a) For all  $\lambda \in \mathcal{M}(\mathcal{X})$  and  $i \in \mathbb{N}$ ,

$$\sup_{f \in \mathcal{F}} |Q_{i,n}(\lambda, \mathbf{e}_n, f \circ f_n) - \mu_n(f)| \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 0$$

(b) For every  $k_n \leq n$  such that  $n - k_n \rightarrow \infty$ ,

$$\sup_{\lambda \in \mathcal{M}(\mathcal{X}), f \in \mathcal{F}} |Q_{k_n, n}(\lambda, \mathbf{e}_n, f \circ f_n) - \mu_n(f)| \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 0.$$

The second assumption (uniform ergodicity) clearly implies the first one. Sufficient conditions will be given in the applications, such as Doeblin's conditions. The function  $f_n$  is bound to make the process ergodic if it is not originally. We have for example in mind the case when the auxiliary Markov chain  $X_n$  satisfies a central limit theorem, i.e.  $f_n(x) = (x - a_n)/b_n$  when  $f(X_n)$  converges to the same distribution whatever the initial value  $X_0$  is. It will be the case for the applications to branching random walks.

We consider now the genealogy of the population and the time of the most recent common ancestor of two individuals chosen uniformly.

**Assumption S.** (a) For every  $\epsilon > 0$ , there exists  $K \in \mathbb{N}$ , such that for  $n$  large enough,

$$\frac{\mathbb{E}_{\mathbf{e}_n, \delta_x}(\#\{u, v : |u| = |v| = n, u \wedge v \geq K\})}{m_n(x, \mathbf{e}_n, \mathcal{X})^2} \leq \epsilon. \quad (5.4)$$

Moreover there exists  $C_i \in \mathcal{B}(\mathcal{X}^2)$  such that for all  $i \in \mathbb{N}, x, y \in \mathcal{X}$ ,

$$\sup_{n \geq i} \frac{m_{n-i}(y, T^i \mathbf{e}_n, \mathcal{X})}{m_n(x, \mathbf{e}_n, \mathcal{X})} \leq C_i(x, y), \quad \text{with } \mathbb{E}(\max\{C_i(x, X(w))^2 : |w| = i + 1\}) < \infty.$$

(b) For every  $K \in \mathbb{N}$ ,

$$\frac{\mathbb{E}_{\mathbf{e}_n, \delta_x}(\#\{u, v : |u| = |v| = n, u \wedge v \geq n - K\})}{m_n(x, \mathbf{e}_n, \mathcal{X})^2} \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 0. \quad (5.5)$$

Moreover,

$$\sup_{n \in \mathbb{N}} \mathbb{E}(Z_n(\mathcal{X})^2)/m_n(x, \mathbf{e}_n, \mathcal{X})^2 < \infty.$$

These expressions can be rewritten in terms of normalized variance of  $Z_n(\mathcal{X})$  and more tractable sufficient assumptions can be specified, see the applications. We observe also that these assumptions require that  $Z_n(\mathcal{X})$  has a finite second moment, so each reproduction law involved in the dynamic has a finite second moment. Moreover  $m_n(x, \mathbf{e}_n, \mathcal{X})$  has to go to  $\infty$ .

The assumption (5.4) says that the common ancestor is at the beginning of the genealogy. It is the case for Galton-Watson trees, branching processes in random environment and many others “regular trees”. The assumption (5.5) says that the common ancestor is not at the end of the genealogy, so it is weaker. For a simple example where (5.4) is fulfilled but (5.5) is not, one can consider the tree  $T_n$  which is composed by a single individual until generation  $n - k_n$  and equal to the binary tree between the generations  $n - k_n$  and  $n$ , with  $k_n \rightarrow \infty$ . One can construct also examples of branching Markov chain with time homogeneous reproduction. It can be achieved for example by considering increasing Markov chains and increasing mean reproduction (which may be deterministic) with respect to  $x \in \mathcal{X}$ .

**Theorem 40** (Weak LLN). *Let  $\mathbf{e}_n \in E^n$ ,  $x \in \mathcal{X}$ ,  $f_n : \mathcal{X} \rightarrow \mathcal{X}$  and  $\mathcal{F} \subset \mathcal{B}_b(\mathcal{X})$ .*

*We assume either that Assumptions E-a) and S-a) hold or that Assumptions E-b) and S-b) hold. Then, uniformly for  $f \in \mathcal{F}$ ,*

$$\frac{f_n \cdot Z_n(f) - \mu_n(f) Z_n(\mathcal{X})}{m_n(x, \mathbf{e}_n, \mathcal{X})} \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 0 \quad (5.6)$$

in  $L^2_{\mathbf{e}_n, \delta_x}$  and for all  $\epsilon, \eta > 0$ ,

$$\mathbb{P}_{\mathbf{e}_n, \delta_x} \left( \left| \frac{f_n \cdot Z_n(f)}{Z_n(\mathcal{X})} - \mu_n(f) \right| \geq \eta ; Z_n(\mathcal{X})/m_n(x, \mathbf{e}_n, \mathcal{X}) \geq \epsilon \right) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 0.$$

We note that  $f_n \cdot Z_n(\mathbb{1}(A))/Z_n(\mathcal{X})$  is the proportion of individuals in generation  $n$  whose trait belongs to  $f_n^{-1}(A)$ .

We recover the classical weak law of large numbers for Markov chains along Galton-Watson trees [DM10] and along branching processes in random environment [5]. Indeed, in these cases  $W_n = Z_n/m_n(x, \mathbf{e}_n, \mathcal{X})$  is (a.s. with respect to the environment) a martingale which converges to a positive limit on the non extinction event thanks to  $L^2$  assumptions, so that we obtain

$$\mathbb{P} \left( \left| \frac{f_n \cdot Z_n(f)}{Z_n(\mathcal{X})} - \mu_n(f) \right| \geq \eta ; \forall n \in \mathbb{N}, Z_n(\mathcal{X}) > 0 \right) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 0.$$

We give also new law of large numbers in the forthcoming applications. Finally, we note that the Theorem holds also if  $f_n : \mathcal{X} \rightarrow \mathcal{X}'$  and can be extended to unbounded  $f$  with domination assumptions following [G07]. Finally, we note that the Theorem holds also if  $f_n : \mathcal{X} \rightarrow \mathcal{X}'$  and can be extended to unbounded  $f$  with domination assumptions following [G07]. Finally, let us mention that the a.s. convergence may fail in the theorem above, even in the field of applications we can have in mind. One can think for example of an underlying genealogical tree growing very slowly and each individual is attached with i.i.d. random variable, as appears e.g. in tree indexed random walks.

We give now a strong law of large numbers. For that purpose, we define

$$V_i(x_0, x_1) = \sup_{k \geq 0} \frac{m_k(x_0, T^i \mathbf{e}, \mathcal{X}) m_k(x_1, T^i \mathbf{e}, \mathcal{X})}{m_{i+k}(x, \mathbf{e}, \mathcal{X})^2}.$$

**Lemma 41.** *Let  $\mathbf{e} \in E$ ,  $x \in \mathcal{X}$  and assume that*

$$\sum_{n \geq 0} m_n(x, \mathbf{e}, \mathcal{X})^{-1} < \infty; \quad \sum_{i \geq 1} \mathbb{E}_{\mathbf{e}, \delta_x} \left( \sum_{\substack{|w|=i-1 \\ |wa|=|wb|=i}} V_i(X(wa), X(wb)) \right) < \infty, \quad (5.7)$$

then  $Z_n(\mathcal{X})/m_n(x, \mathbf{e}, \mathcal{X})$  is bounded in  $L^2_{\mathbf{e}, \delta_x}$ .

We now give the main result.

**Theorem 42 (Strong LLN).** *Let  $\mathbf{e} \in E$ ,  $x \in \mathcal{X}$ , and  $f \in \mathcal{B}_b(\mathcal{X})$ .*

*Assume that (5.7) hold and that there exists a sequence of probability measure  $\mu_n$  on  $\mathcal{X}$  such that*

$$\sup_{i \in \mathbb{N}, f \in \mathcal{F}} \sum_{n \geq i} \sup_{\lambda \in \mathcal{M}_1} |Q_{i,n}(\lambda, T^i \mathbf{e}, f \circ f_n) - \mu_n(f)|^2 < \infty. \quad (5.8)$$

Then,

$$\frac{f_n \cdot Z_n(f) - \mu_n(f) Z_n(\mathcal{X})}{m_n(x, \mathbf{e}_n, \mathcal{X})} \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 0 \quad \mathbb{P}_{\mathbf{e}, \delta_x} \text{ a.s.}$$

The first assumption is related to the genealogy of the population and the second one is linked to the ergodic property of the auxiliary Markov chain  $Y$ . Both assumptions are stronger than their counterpart in the previous theorem.

We refer to [G07] for more general conditions on the functions  $f \in \mathcal{F}$  in the fixed environment case, when the reproduction law does not depend on the position.

We note that under the Assumptions of the Theorem,  $Z_n(\mathcal{X})/m_n(x, \mathbf{e}, \mathcal{X})$  is bounded in  $L^2_{\mathbf{e}}$  thanks to the previous Lemma. It entails that the probability of the event  $\{Z_n(\mathcal{X})/m_n(x, \mathbf{e}, \mathcal{X}) \geq \epsilon\}$  is positive for  $\epsilon$  small enough and every  $n \geq 1$ . On this event, we get  $f_n \cdot Z_n(f)/Z_n(\mathcal{X}) - \mu_n(f) \rightarrow 0$  a.s. as  $n \rightarrow \infty$ .

#### 5.2.4 Applications

First we recall that the previous results extend the law of large numbers for proportions of individuals in generation  $n$  obtained in [G07, DM10] for cellular aging or [5] for

branching process in (stationary ergodic) random environment.

Now we provide one application of the previous theorems, where the assumptions can be more easily satisfied. They are motivated by the assumptions arising in reproduction-dispersion or cell division models. Here, we restrict ourselves to strong Doeblin's condition.

**Under Doeblin type conditions**

We assume Doeblin's type conditions on the mean measure

**Assumption E.** There exist  $M : E \rightarrow [1, \infty)$  such that for all  $x, y \in \mathcal{X}, \mathbf{e} \in E$ ,

$$m_1(x, \mathbf{e}, A) \leq M(\mathbf{e})m_1(y, \mathbf{e}, A).$$

We could relax this assumption, for example by asking such an inequality for  $m_b$  instead of  $m$ , for some  $b \geq 1$ . We note that this assumption hold if both  $m(x, \mathbf{e})$  and  $P(x, \mathbf{e}, \cdot)$  satisfy the analogous conditions. We also refer to [M13] for more general conditions in the-non homogeneous framework.

Let us denote

$$\sigma(\mathbf{e}) := \sup_{x \in \mathcal{X}} \mathbb{E}(N(x, \mathbf{e})^2), \quad D(\mathbf{e}) = \frac{\sigma(\mathbf{e})M(\mathbf{e})M(T\mathbf{e})^2}{m(x, T\mathbf{e})}$$

to state the result.

**Corollary 43.** Let  $\mathbf{e} \in E$  and  $f \in \mathcal{B}_b(\mathcal{X})$ . We assume that Assumption D holds with

$$\sum_{n \geq 1} \frac{1 + D(T^{n-1}\mathbf{e})}{m_n(x, \mathbf{e}, \mathcal{X})} < \infty, \quad \sum_{n \geq 0} \prod_{k=0}^n (1 - 1/M(T^k\mathbf{e})^2) < \infty.$$

Then,  $Z_n(\mathcal{X})/m_n(x, \mathbf{e}, \mathcal{X})$  is bounded in  $L^2_{\mathbf{e}, \delta_x}$  and

$$\frac{Z_n(f) - Z_n(\mathcal{X})Q_{0,n}(x, \mathbf{e}, f)}{m_n(x, \mathbf{e}, \mathcal{X})} \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 0 \quad \mathbb{P}_{\mathbf{e}, \delta_x} \quad a.s.$$

### 5.3 Large deviations, local densities and extremal individuals

We have proved the many-to-one formula

$$\mathbb{E}(Z_n(A_n)) = m_n(x, \mathbf{e}, \mathcal{X})Q_{0,n}(x, \mathbf{e}, A_n)$$

in the previous section. We have then checked that the ergodicity of  $Q_{0,n}$  ensures that  $Z_n(A)/m_n(x, \mathbf{e}, \mathcal{X}) - Q_{0,n}(x, \mathbf{e}, A)$  goes to zero under some conditions.

Now we wish to compare the asymptotic behaviors of  $Z_n(A_n)$  and  $m_n(x, \mathbf{e}, \mathcal{X})Q_{0,n}(x, \mathbf{e}, A_n)$ , when  $Q_{0,n}(x, \mathbf{e}, A_n)$  goes to 0. In particular, we are studying the links between the local densities  $Z_n(A_n)$  and the large deviation events of  $Q_{0,n}$ , i.e. the asymptotic behavior of  $Q_{0,n}(x, \mathbf{e}, A_n)$ .

Such questions have been well studied for branching random walks from the pioneering work of Biggins [B77a] and we refer to [R00, S08] for reviews on the topic. We also mention [CP07, N12] in the random environment framework. The upper bound for

such results comes directly from Markov inequality and we are working on the lower bound. As usual, we could then derive the rough asymptotic behavior of the extremal (minimal or maximal position) individual. It covers classical results for branching random walks on the speed of the extremal individual at the log scale. We provide some other examples motivated by cell's infection model, where the associated deviation strategy is more subtle. We mention also that  $Z_n(A_n)$  may be negligible compared to  $m_n(x, \mathbf{e}, \mathcal{X})Q_{0,n}(x, \mathbf{e}, A_n)$ .

**Definition 2.** For all  $0 \leq i \leq n$ ,  $A, B \in \mathcal{B}_{\mathcal{X}}$ , we define the measure

$$\mu_{i,n}(A, \mathbf{e}, B)[l, \infty) := \inf_{x \in A} \mathbb{P}_{\delta_x, T^i \mathbf{e}}(Z_{n-i}(B) \geq l)$$

We note  $\bar{\mu}$  the mean of  $\mu$  and  $\hat{\mu}$  the variance of  $\mu/\bar{\mu}$ , so that

$$\bar{\mu}_{i,n}(A, \mathbf{e}, B) = \sum_{l \geq 1} \mu_{i,n}(A, \mathbf{e}, B)[l, \infty), \quad \hat{\mu}_{i,n}(A, \mathbf{e}, B) = \frac{\sum_{l \geq 1} l^2 \mu_{i,n}(A, \mathbf{e}, B)\{l\}}{\bar{\mu}_{i,n}(A, \mathbf{e}, B)^2} - 1.$$

We start by coupling our process in the first stages by a particular branching process in varying environment to use both the convergence of the associated martingale during these first steps and a law of large number argument on the remaining time.

**Lemma 44.** *Let  $\mathbf{e}$  and  $x \in \mathcal{X}$ . We assume that there exists a non-decreasing sequence  $k_i$  of integers and a sequence  $B_i$  of subsets of  $\mathcal{X}$  such that*

$$x \in B_0, \quad \liminf_{i \rightarrow \infty} \bar{\mu}_{k_i, k_{i+1}}(B_i, \mathbf{e}, B_{i+1}) > 1, \quad \sum_{i \geq 0} \frac{\hat{\mu}_{k_i, k_{i+1}}(B_i, \mathbf{e}, B_{i+1})}{\prod_{i=0}^{n-1} \bar{\mu}_{k_i, k_{i+1}}(B_i, \mathbf{e}, B_{i+1})} < \infty.$$

*Then there exists an event  $A$  whose probability is positive, such that for any non-decreasing sequence of integers  $\phi_n, \psi_n$  and  $k_{i,n}$  and any sequence  $B_{i,n}$  of subsets of  $\mathcal{X}$  which satisfy*

$$k_{0,n} = k_{\phi_n}, \quad \phi_n \rightarrow \infty, \quad \sup_n \sum_{i=0}^{\psi_n-1} \frac{\hat{\mu}_{k_{i,n}, k_{i+1,n}}(B_{i,n}, \mathbf{e}, B_{i+1,n})}{\prod_{i=0}^{n-1} \bar{\mu}_{k_{i,n}, k_{i+1,n}}(B_{i,n}, \mathbf{e}, B_{i+1,n})} < \infty,$$

*we have*

$$\left\{ \liminf_{n \rightarrow \infty} \frac{Z_n(B_{n, \psi_n})}{P_n} > 0 \right\} \supset A,$$

*where*

$$P_n := \prod_{i=0}^{\phi_n-1} \bar{\mu}_{k_i, k_{i+1}}(B_i, \mathbf{e}, B_{i+1}) \cdot \prod_{i=0}^{\psi_n-1} \bar{\mu}_{k_{i,n}, k_{i+1,n}}(B_{i,n}, \mathbf{e}, B_{i+1,n})$$

### 5.3.1 Monotone Branching Markov chain

Our aim is to see the local densities in terms of the large deviations of the auxiliary process and the way this large deviation event is achieved. First, let us derive from the previous Lemma a result in the monotone case for the event  $[a_n, \infty)$ , which yields the applications for the cell models and branching random walks which initially motivated these questions.

Thus, by now, we assume that  $\mathcal{X}$  is totally ordered by  $\leq$  and

**Assumption M** (Monotonicity). For all  $x \leq y$ ,  $\mathbf{e} \in E$  and  $a \in \mathcal{X}$ , we have

$$\mathbb{P}_{\delta_x, \mathbf{e}}(Z_1([a, \infty)) \geq l) \leq \mathbb{P}_{\delta_y, \mathbf{e}}(Z_1([a, \infty)) \geq l) \quad (l \geq 0).$$

**Assumption G** (Mean growth rate). Let  $\rho > 0$  such that

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log m_n(x, \mathbf{e}, [a_n, \infty)) = \rho.$$

Moreover, there exist  $p \geq 1$  and  $b_i \in \mathcal{X}$  such that  $x \geq b_0$  and

$$\liminf_{i \rightarrow \infty} m_p(b_i, T^{ip} \mathbf{e}, [b_{i+1}, \infty)) > 1.$$

Finally, for every  $\epsilon > 0$ , there exist  $q = q(\epsilon)$ ,  $\phi(n) \rightarrow \infty$  and  $(b_{j,n} : j, n \geq 0)$  such that

$$\liminf_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{j < (n - \phi(n)p)/q} \log m_q(b_{j,n}, T^{i\phi(n) + jq} \mathbf{e}, [b_{j+1,n}, \infty)) \geq \rho - \epsilon.$$

The values  $(b_i : i \leq \phi(n), b_{j,n} : j \leq \psi(n))$  correspond to the (lower) curve which yields the trait of the subpopulation which realizes the main contribution to the population size  $Z_n([a_n, \infty))$  in generation  $n$ . This curve is a (straight) line for branching random walk or for  $a_n = 1$  in the Kimmel's branching model [19], see below. But this curve is not straight for the other quantities of interest in Kimmel's branching model, such as the large deviations associated to  $a_n \rightarrow \infty$ . Other motivating examples when the curve are not a straight are given by large deviation events which are realized in one step of the process. It can be the case for random walks with heavy tails or autoregressive processes.

**Theorem 45.** Let  $\mathbf{e} \in E$  and  $x \in \mathcal{X}$ . Under the Assumptions M, G and

$$\sup \{ \mathbb{E}(N(z, T^k \mathbf{e})^2) : z \in \mathcal{X}, k \geq 0 \} < \infty,$$

then

$$\mathbb{P}_{\mathbf{e}, \delta_x} \left( \frac{1}{n} \log Z_n([a_n, \infty)) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} \rho \right) > 0.$$

The upper bound of the convergence above is actually a.s. Letting the initial population go to infinity in this statement allows to get the convergence a.s. by branching property. Getting the result a.s. on the survival event seems to require additional assumptions.

The uniform bound on the second moment assumption can be relaxed (see the proof), in particular the bound can depend on the environment to capture some branching models in random environment.

As expected, we can now precise the asymptotic behavior of the extremal individuals. If  $a_n(x)$  satisfies the assumptions of Theorem 45 with some rate  $\rho(x)$ , then, for every  $x$  such that  $\rho(x) > \log m$ ,

$$\limsup_{n \rightarrow \infty} \frac{\max\{X(u) : |u| = n\}}{a_n(x)} \leq 1 \quad \mathbb{P}_{\delta_x, \mathbf{e}} \text{ a.s.}$$

and for every  $x$  such that  $\rho(x) < \log m$ ,

$$\liminf_{n \rightarrow \infty} \frac{\max\{X(u) : |u| = n\}}{a_n(x)} \geq 1 \quad \mathbb{P}_{\delta_x, \mathbf{e}} \text{ a.s.}$$

on some event with positive probability.

The proof is standard. The first part comes directly from Borel-Cantelli Lemma, recalling that

$$\mathbb{P}_{\delta_x, \mathbf{e}}(\max\{X(u) : |u| = n\} \geq a_n(x)) \leq \mathbb{E}_{\delta_x, \mathbf{e}}(Z_n([a_n(x), \infty))) = m(x, \mathbf{e}, [a_n(x), \infty))$$

decreases exponentially with rate  $\rho - \rho(x)$ . The second part comes from the Theorem 45 which ensures that there are many particles beyond  $a_n(x)$ .

### 5.3.2 Monotone Markov chain indexed by branching trees

Let us specify in a simpler framework the results above, more precisely the link between the local densities and the large deviations of the auxiliary chain. We assume here that the reproduction law does not depend on the trait of the individual, so that

$$N(\mathbf{e}) := N(x, \mathbf{e}), \quad m(\mathbf{e}) := m(x, \mathbf{e}), \quad m_n(\mathbf{e}) := m_n(x, \mathbf{e}) = \prod_{i=0}^{n-1} m(T^i \mathbf{e}). \quad (5.9)$$

As above, we require the monotonicity of the trait distribution : assume :

**Assumption M'** (Monotonicity of  $P$ ). For all  $x \leq y$ ,  $\mathbf{e} \in E$  and  $a \in \mathcal{X}$ , we have

$$P(x, \mathbf{e}, [a, \infty)) \leq P(y, \mathbf{e}, [a, \infty)).$$

We assume also that the large deviations of  $Q_{i,n}$  beyond  $a_n$  occur with rate  $\alpha > 0$  and that the beginning of the associated trajectory is supercritical, i.e.

**Assumption G'** (Large deviations of the auxiliary process  $Q$ ). We have

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log Q_{0,n}(x, \mathbf{e}, [a_n, \infty)) = -\alpha$$

Moreover, we assume that exists  $p \geq 1$  and  $b_i \in \mathcal{X}$  such that

$$\liminf_{i \rightarrow \infty} m_p(T^{ip} \mathbf{e}) Q_p(b_i, T^{ip} \mathbf{e}, [b_{i+1}, \infty)) > 1$$

and that for every  $\epsilon > 0$ , there exist  $q = q(\epsilon)$ ,  $\phi(n) \rightarrow \infty$  and  $(b_{j,n} : j, n \geq 0)$  such that

$$\liminf_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{j < (n - \phi(n)p)/q} \log Q_q(b_{j,n}, T^{i\phi(n) + jq} \mathbf{e}, [b_{j+1,n}, \infty)) \geq -\alpha - \epsilon.$$

These assumptions are satisfied for the applications we have in mind. For an example of large deviations following Assumption G', a sufficient condition is  $P_{a_n}(Y_n \geq a_n + b_n) \sim \mathbb{P}_0(Y_n \geq b_n)$ . The trajectory associated to the large deviation event is then straight line and we can choose  $k_{i,n} = k_i$ . It holds for random walks and more generally for random walks in random environment under general moment assumptions.

**Corollary 46.** *Let  $\mathbf{e} \in E$  and  $x \in \mathcal{X}$ . Assuming (5.9),  $\sup\{\mathbb{E}(N(T^k \mathbf{e})^2) : k \geq 0\} < \infty$ , M' and G', we have*

$$\mathbb{P}_{\mathbf{e}, \delta_x} \left( \frac{1}{n} \log (Z_n([a_n, \infty)) / m_n(\mathbf{e})) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} -\alpha \right) > 0.$$

As expected, the large deviation of the auxiliary Markov chain quantifies the lost of growth  $\alpha$  of the size of the population beyond  $a_n$ ,  $Z_n([a_n, \infty))$ , compared to the whole growth of the population given by  $m_n(\mathbf{e})$ .

We refer to the last part of [3] for some applications and perspectives.



## Chapitre 6

# Some Markov processes with interactions or memory

In this last Chapter, we deal with some models which take into account interactions or memory. We refer to the Introduction for discussions on such models and motivations. We give here some results obtained on the more advanced parts of these works. In particular, in the first part, we describe the coming down from infinity for birth and death processes and yield some application to varying environment, based on joint work with Sylvie Méléard and Mathieu Richard [1]. In the next part, we give more details on the model of biased random walk for the movement of animals. So far, our researches with Geoffroy Berthelot and Clément Calenge have focused on statistics to analyze the data and simulations to test our models. More results are available via [21], whereas the mathematical part is now investigated with Carl Graham. Finally, we present briefly a work in progress with Alain Camanès on particle systems with interactions. It is linked to Galton-Watson processes with non bounded age and should be achieved soon.

### 6.1 Competition, coming down from infinity and fluctuating environment

Our goal is to finely describe the "coming down from infinity" for a birth and death process which eventually becomes extinct. Our motivations come from population dynamics. In particular we wish to describe the effect of the competition for large population and derive some results in varying environment.

The population size is modeled by a birth and death process  $(X(t), t \geq 0)$  whose birth rate (resp. death rate) at state  $n \in \mathbb{N}$  is  $\lambda_n$  (resp.  $\mu_n$ ). In the whole paper, we assume that  $\lambda_n$  and  $\mu_n$  are positive for  $n \geq 1$  and that  $\mu_0 = \lambda_0 = 0$ . The latter implies that 0 is an absorbing state. These processes have been extensively studied from the pioneering works on extinction criteria and on the quasi stationary distribution. It is well known [K75] that

$$\sum_{i \geq 1} \frac{1}{\lambda_i \pi_i} = \infty \tag{6.1}$$

is a necessary and sufficient condition for almost sure absorption of the process at 0,

where for  $n \geq 1$ ,

$$\pi_n := \frac{\lambda_1 \cdots \lambda_{n-1}}{\mu_1 \cdots \mu_n}.$$

Under (6.1), we let the initial population size go to infinity and focus on the case where the limiting process comes back to finite value in finite time. This behavior is captured by the notion of "coming down from infinity". Characterizations of the coming down from infinity have been given in [Cal09]. They rely on the convergence of the series

$$\sum_{n=1}^{+\infty} \frac{1}{\lambda_n \pi_n} \sum_{i \geq n+1} \pi_i = S < +\infty \quad (6.2)$$

and on the finiteness of the first moment of time of absorption, uniformly in the initial condition. As proved in Van Doorn [V91], this is also equivalent to the existence and uniqueness of the quasi-stationary distribution at 0. In particular, the uniqueness of the quasistationary distribution is deeply related to the way the process comes back into compact sets, see [MV12].

We go further in the description of the coming down from infinity, under a slightly more restrictive assumption than (6.1) :

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{\lambda_n}{\mu_n} = l < 1. \quad (6.3)$$

That allows us to rigorously define the law  $\mathbb{P}_\infty$  of the process starting from infinity by a tightness argument. Assumption (6.3) is satisfied by the parameters of the classical models motivated by ecology, including competition between individuals or Allee effect. We also need the following technical assumption on the death rate to obtain the asymptotic behavior of the integer hitting times :

$$\sup_{k, n \geq 1} \frac{\mu_n}{\mu_{n+k}} < \infty. \quad (6.4)$$

Two interesting classes of sequences fulfill condition (6.4) : the death rates which are non-decreasing for large enough integers and the regularly varying death rates.

When conditions (6.3) and (6.4) are both satisfied, it is easy to check that the series  $S$  is finite if and only if

$$\sum_{i \geq 1} \frac{1}{\mu_i} < +\infty. \quad (6.5)$$

We first study the asymptotic behavior of the sequence  $(T_n)_n$  of hitting times, defined by

$$T_n = \inf\{t \geq 0, X(t) = n\},$$

under the assumptions (6.3), (6.4) and (6.5). We put in light two different regimes. They depend on whether the mean time spent at level  $n+1$  before reaching  $n$  is negligible or not compared to the mean time to reach  $n$  from  $\infty$ , as  $n \rightarrow \infty$ . More explicitly, we have

$$\mathbb{E}_{n+1}(T_n) = \frac{1}{\lambda_n \pi_n} \sum_{j \geq n+1} \pi_j, \quad \mathbb{E}_\infty[T_n] = \sum_{i \geq n} \frac{1}{\lambda_i \pi_i} \sum_{j \geq i+1} \pi_j$$

and prove the following result

**Theorem 47.** *We suppose that (6.3), (6.4) and (6.5) hold.*

(i) *If  $\mathbb{E}_{n+1}(T_n)/\mathbb{E}_\infty(T_n) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 0$ , then*

$$\frac{T_n}{\mathbb{E}_\infty[T_n]} \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 1 \quad \text{in } \mathbb{P}_\infty - \text{probability.} \quad (6.6)$$

*Assuming further that  $\sum_{n \geq 0} (\mathbb{E}_{n+1}(T_n)/\mathbb{E}_\infty(T_n))^2 < +\infty$ , then (6.6) holds  $\mathbb{P}_\infty$ -a.s.*

(ii) *If  $\mathbb{E}_{n+1}(T_n)/\mathbb{E}_\infty(T_n) \xrightarrow{n \rightarrow \infty} \alpha$  with  $\alpha \in (0, 1]$ , then*

$$\frac{T_n}{\mathbb{E}_\infty[T_n]} \xrightarrow[n \rightarrow \infty]{(d)} Z := \sum_{k \geq 0} \alpha (1 - \alpha)^k Z_k$$

where  $(Z_k)_k$  is a sequence of i.i.d. random variables whose common Laplace transform  $G(a) := \mathbb{E}_\infty[\exp(-aZ_0)]$  is the unique function  $[0, +\infty) \rightarrow [0, 1]$  that satisfies

$$G(a) [l(1 - G(a(1 - \alpha))) + 1 + a(1 - l(1 - \alpha))] = 1 \quad (a > 0).$$

We stress in particular that the a.s. convergence can fail under the assumption (i) and refer to [1] for examples and counterexamples.

We are then able to give the asymptotic behavior of  $X$  for small times. We show that the speed of coming down from infinity is a deterministic decreasing function  $t \mapsto v(t)$  tending to infinity at 0, defined as the generalized inverse of the mapping  $n \mapsto \mathbb{E}_\infty(T_n)$ . More precisely, we prove

$$\lim_{t \rightarrow 0} \frac{X(t)}{v(t)} = 1,$$

where the convergence is either in probability or almost surely, depending on the respective asymptotic behaviors of the birth and death rates. For that, we need to control the trajectory of the process between two successive times  $T_n$ . We also require that the rates  $\lambda_n$  and  $\mu_n$  are regularly varying to use Tauberian theorems and get the a.s. convergence, so as a central limit theorem. In addition, we derive in that case the probability to be absorbed exceptionally fast. Roughly speaking, we prove that

$$\mathbb{P}_\infty(T_0 \leq t) \approx_{t \rightarrow 0} \exp\left(t^{-\frac{1}{\rho-1}}\right).$$

where  $\rho$  is the index of the variations of  $(\mu_n)_n$  and  $\approx$  depends on the assumptions.

These results apply in particular to the logistic birth and death process and the Kingman coalescent. In both cases, we improve the known results on the coming down from infinity.

Lambert [L05] characterizes the distribution of the absorption time for the logistic branching process starting from infinity. Our work extends to very general death rates, as polynomial increase, which are motivated by ecological data for competition of species, see e.g. Sibily and al [Sal05].

The proof of the speed of coming down from infinity for Kingman coalescent has already been obtained in Aldous [A99]. We complete this result by estimating the probability that the most recent common ancestor is achieved very fast. Our proof suggests the way this rare event occurs by considering the associated successive coalescent times.

Our initial motivation is a non-extinction criterium for time non-homogeneous birth and death processes. These processes have been studied in the framework of randomly varying environment, as described in Cogburn and Torrez [C81], [T78]. Our results allow to obtain extinction results in cases where the environment can be both unfavorable during some periods and favorable during the rest of time. We quantify the minimal duration of the unfavorable environmental periods leading to eventual extinction. This problem is particularly relevant in epidemiology, when the environment influences the parameters of the infection (see [BD12] and k [BH07]). The proof relies on the evaluation of the probability of extinction fo time homogeneous birth and death processes from  $\infty$  given above.

## 6.2 Biased correlated random walks

The tracking of animals using the modern global positioning system telemetry (GPS) allowed for the collection of important datasets on animal locations. They are often used for the analysis of the home range behavior and, more generally, to better understand the spatial and temporal behavior of animals [H10]. Classical and modern approaches for the modeling of animal movements include a wide range of methodologies, partly borrowed from the field of statistical physics : biased and correlated random walks (BCR) [B94, B06], Lévy Flight [Val99], Stochastic Differential Equation (SDE), [Br02, P04], etc. Lévy Flight have convenient patterns but ecological motivations on the behavior are scarce. BCR and its derivatives are well fitted for the interpretation in discrete time, which is adapted to GPS data [B11] and it is what is considered as a model in the current case. Brownian bridge and Movement Model [H07] may be used to interpolate the trajectory between two points. These approaches include a drift (directional) and one or several random diffusion processes [B11, Sal10]. This study aims at modeling animal motion on sufficiently large scales, short periods without reproduction and no cohort or group effects.

We focus on BCR models in order to make the ecological interpretation fit with the data and let the model be mathematically tractable. The parameters of a BCR can be directly interpreted in terms of the behavior of the animal and correspond in particular to the attraction of some points, the inertia and memory feature of its movement, time dependance of its behavior, local interactions with other individuals, etc. Moreover, the discrete time is well adapted to regular GPS data. We here want to identify the significant ecological parameters of such a model and put in light ‘simple models’, which could be investigated mathematically and sophisticated later on. In this paper, the BRC model is tested on both the way it gives a good description of the animal behavior and the fact that it yields a good model to investigate censing issues.

When investigating the whole trajectory of an animal, different behaviors are observable and we take into account the random aspects, advection component and aim to later include the effect of the landscape or time inhomogeneity and interactions.

- *Diffusion* term : it corresponds to a random movement, where the individuals have the same probability to go in each direction. In the discrete model we consider even weights in each of the eight closest neighbors of  $\mathbb{Z}^2$ . In the continuous space analogue, we are considering a random angle with uniform distribution, whereas the continuous time analogue yields the brownian component  $\sigma$  of the SDE.

- *Home attraction* : the motion of the animal is not isotropic and is confined in an area or domain, according to Burt [B43] and recent studies [B08]. A natural way to include these features is to increase the probability to go to a fixed attractive point named *deme*. The attraction may depend on the distance from the deme [ML06]. This yields a drift or advection term in the direction of the home, introduced as an additional weight  $p_F$  in the transition matrix in the direction of the estimated home location.
- *Inertia and Behavior* : The motion of the animal is also shaped by searching(exploration)/foraging tasks where the animal alternates exploration periods with straightforward movements [M02]. It is taken into account by adding an additional term *inertia* to follow the previous directions of the movement and is implemented as a weight  $p_I$ . We referred to [GLM13] for discussions about the memory of the animal and the influence on its motion.
- *Immobility* : When plotting the distribution of the covered Euclidean distances between two successive observations, some cases are observed where the animals did not covered a significant distance. This can be accredited to technological limitations with the satellite telemetry due to a weak GPS signal strength (ie. due to natural elements : when the animal was standing underneath a rock or due to dense clouds, dust particles, mountains, flying objects, such as airplanes). However, this can also be part of the behavior of the animals, in specific occasions : sleep cycle for instance. We include a specific term of spatial immobility  $p_s$ , and use a truncated law to draw the distance covered between two successive steps of the simulation.
- *Time inhomogeneity* : When investigating the whole trajectory of an animal, different behaviors were observed, depending on the time : according to Morales et al. the animal sometimes move less with a mainly diffusive movement [M02]. In the initial approach, the behavior just depends on the time of the day and we do not yet consider a hidden Markov chain yielding the behavior of the animal. This is supported by Morales et al, as they suggest that having two possible behaviors is important, more than the way they occur [Mal04].

As a first approach, we here consider one individual of a given specie with no interaction and simulate its motion in 2 dimensions. Both issues are mathematically difficult to implement and this work was intended as a first step before including more complicated environmental aspects of individual motion.

The random motion of the animal is modeled by a chain  $X_n$  characterized by a transition matrix. We use a data-set to calibrate and validate our model. The data consists in 13 animals from 3 different species : 5 deers, 3 moufflons and 5 bears. The GPS observations are used to estimate the different parameters of the model, compare the animals and species and test the different assumptions of the model : memory, inertia, ... Accordingly the model is tuned and simulated a number of times to test the different hypotheses. Each simulation is evaluated against the real data through 4 simple statistics that provide the features of an individual's motion. Statistics are designed to test the model on (i) angular distribution of two successive steps, (ii) home-range of the individual and (iii) censusing issues. We use an estimate of the living area using the approach of [B10] and by dilatation of the trajectory. Censusing statistics are performed on counting the animal's positions belonging to a fixed or moving localization. We compute statistics for both the simulated and real trajectories and

compare the results.

### 6.2.1 Data

We gather the GPS observations of 13 animals (5 deers, 3 moufflons and 5 bears, table 6.2.1). The standard deviation (s.d.) and missing data on the time between two observations in both the moufflons and bears are significant. In order to avoid irregular observation frequencies, we focus on the deers.

Animal	$n$	period of collection	average time between 2 observations (min.) $\pm$ s.d.	TOTAL distance (km.)	time (days)	average speed ( $10^{-2}$ m.s $^{-1}$ )
Deer 1	29520	09/01/2010 00 :00 :00 - 11/08/2010 23 :50 :00	10.49 $\pm$ 3.18	945.67	214.99	5.09
Deer 2	27324	10/12/2009 00 :00 :00 - 24/06/2010 23 :50 :00	10.38 $\pm$ 3.69	1030.97	196.99	6.06
Deer 3	23301	16/03/2010 00 :00 :00 - 07/09/2010 23 :41 :00	10.88 $\pm$ 8.67	876.33	175.99	5.76
Deer 4	24735	22/01/2010 00 :00 :00 - 21/07/2010 23 :51 :00	10.54 $\pm$ 5.16	898.38	180.99	5.74
Deer 5	21451	16/01/2010 00 :01 :00 - 24/06/2010 07 :31 :00	10.69 $\pm$ 10.11	785.93	159.31	5.71
Mouflon 1	4957	18/06/2006 03 :00 :00 - 09/09/2007 23 :00 :00	130.39 $\pm$ 1560.06	401.78	448.83	1.04
Mouflon 2	5913	15/07/2007 03 :03 :13 - 13/10/2008 20 :21 :05	111.23 $\pm$ 1344.36	357.12	456.72	0.90
Mouflon 3	5028	12/08/2007 03 :01 :17 - 19/10/2008 18 :20 :32	124.48 $\pm$ 1419.33	396.12	434.63	1.05
Bear 1	766	15/07/2006 00 :02 :39 - 16/06/2007 00 :02 :22	631.64 $\pm$ 7401.31	292.36	335.99	1.01
Bear 2	735	15/05/2006 05 :21 :12 - 16/04/2007 00 :00 :34	657.85 $\pm$ 6463.03	128.27	335.78	0.44
Bear 3	837	15/06/2006 00 :22 :18 - 16/06/2007 00 :00 :23	629.65 $\pm$ 8408.82	93.21	365.98	0.29
Bear 4	273	15/05/2006 17 :10 :12 - 16/08/2006 00 :02 :10	486.78 $\pm$ 4470.25	78.64	92.29	0.98
Bear 5	605	14/11/2006 18 :01 :46 - 02/12/2007 00 :01 :15	909.82 $\pm$ 8121.37	196.72	382.25	0.60

TABLE 6.1 – **Data summary.** For each animal, the total number of observations  $n$  is given along with the period of collection (date and time), the average time between 2 observations (in min.), corresponding standard deviation, total distance is given (in kilometers), total recording time (in days) and average speed.

### 6.2.2 The basic model

Five animals  $I_{s1}, \dots, I_{s5}$  are simulated in discrete time and continuous space with discrete spatial motion. A reduced number of parameters are used in order to be mathematically tractable. Each simulation is performed over  $j = 1, 2, \dots, n$  steps and at each time step, the simulated individual may move in one direction. We use the log-normal law to draw the distance covered by the animal between each time step. The distances traveled during the simulation are gathered and the simulation ends when the sum of the distances covered is greater or equal to the total distance covered by the real animal.

The movement of the individual is a BCR driven by 3 weights : inertia  $p_I$ , immobility  $p_i$  and attraction of the deme  $p_F$ . If  $p_I = p_i = p_F = 0$  the movement of a simulated individual resumes to a two-dimensional random walk with a log-normal step size distribution. At each time step  $j$ , we use the transition matrix :

$$\begin{bmatrix} 1 & 1 + p_I & 1 \\ 1 & p_s & 1 \\ 1 + p_F & 1 & 1 \end{bmatrix} \quad (6.7)$$

where the weight  $p_I, p_F$  are placed in the matrix according to the last position of the animal, and the estimated deme. In the presented case in eq. 6.7 the last motion of the

animal is considered as coming from the down part of the matrix (ie. vertical trajectory) and the deme is supposed to lie somewhere in the bottom left part of the actual position of the individual. We take into account the distance of the deme, such as each weight can be write as  $p_I(C_k)$ ,  $p_i(C_k)$  and  $p_F(C_k)$ .

### 6.2.3 Estimates of parameters

We need to estimate the deme of the animal and then the parameters associated to inertia, immobility of attraction of this deme. Moreover these parameters may depend on the distance from the deme and the period of the day. We refer to [21] for details.

### 6.2.4 Some first results

We refer to [21] for the results obtained so far. Our first aim is to find models which are good both for studying the ecological behavior of the animals and the censusing questions (see the Introduction 1.3). The model should be also relevant for different time scales, of the order of some days or some months. Moreover, we test it on several new species for which it may be relevant.

But the model should not be too complex, so that only main rules and parameters are kept and mathematical studies could be lead. Our aim is to exhibit the extensions leading to improvements. First, we have checked that the attraction, immobility and inertia term given above indeed yield better processes than a simple random walk for the questions we focus on. It is achieved by comparing the different models to real data with different statistics (home range, angles, fixed censusing, mobile censusing...). In particular, taking into account inertia and attraction allows to fit the pattern for angles, whereas immobility is herited from ecological motivations so as time inhomogeneity. Second, we have studied the time dependance. Clearly, two active periods appear. Taking them into account improve the statistics of the models and seems essential for the future.

We are now simulating the processes to see if considering a more important part of the past trajectory (more memory), interactions between the individuals and space heterogeneity also significantly improve or not the statistics we focus on.

## 6.3 Particle systems and branching processes with aging

In this work, we study a system of particles where the particles model the buses of the same bus line. One strange phenomenon occurs in the real life : sometimes, and not so rarely, two buses have joined and people who wait at the next stations see two buses arriving in the same time. It can be explained by the fact that some randomness in the queuing at the station or in the traffic cause some delay to one bus. Then, this bus may have more people waiting at the next station and its delay is increasing. Moreover, the bus just behind has then less people to take care and goes faster. A vicious circle occurs which make the two buses merge.

Our aim is to study the way the distance between the buses evolve and determine if they eventually merge. That raise several problems of particles systems where the jump rate is proportional to the distance to the next particle and the size of the jump is equal to 1. Thus, the distance between particles tend to increase fast, geometrically, and so differs from particles systems such as the q-TASEP or Hammersley-Aldous-Diaconis process.

We first consider the problem by letting the bus stations be labelled by  $\mathbb{N}$ . The customers arrive randomly at each station, following a Poisson Point Process. Each customer takes the next bus arriving and that makes the bus wait during one unit of time at the station. We first study the progression of one bus alone but let the first time of arrival of customers at station  $i \in \mathbb{N}$  depend on  $i$ . That allows us to derive some asymptotic results on the speed of one bus which is behind an other bus, in function of the distance between them.

The position of the bus is linked to a multitype branching process with immigration. Such links are classical in queuing theory, see for example the lectures of Vladimir Vatutin currently available via <http://www.maths.bath.ac.uk/~ak257/vatutin/>. More specifically, let us mention the use of multitype branching processes with immigration for (related) polling problems [R93]. But with an infinite number of stations, we need multitype branching processes with an infinite number of types. It makes new phenomenon appear linked to a threshold for the growth of the process.

The problem is actually closely linked to Galton-Watson processes where each individual lives during  $d_n$  generations if it is born in generation  $n$  and has a random number of offsprings distributed as the r.v.  $R$  during all its life. If  $d_n = 1$ , we obtain the classical Galton-Watson process with reproduction given by  $R$ , whereas if  $d_n = \infty$ , we obtain a classical Galton-Watson process with reproduction given by  $R + 1$ . In the first case, the number of individuals grows as  $\mathbb{E}(R)^n$  as  $n \rightarrow \infty$  and in the second case, it grows as  $(\mathbb{E}(R) + 1)^n$ . We are here considering the case  $d_n \rightarrow \infty$  and precising when the process grows still as  $(\mathbb{E}(R) + 1)^n$ .



# Bibliographie

- [A80] V.I. Afanasyev (1980). Limit theorems for a conditional random walk and some applications. MSU. *Diss. Cand. Sci.* Moscow.
- [AGKV05] V. I. Afanasyev, J. Geiger, G. Kersting, V.A. Vatutin (2005). Functional limit theorems for strongly subcritical branching processes in random environment. *Stochastic Process. Appl.* 115, no. 10, 1658-1676.
- [ABKV09] V.I. Afanasyev, C. Boëinghoff, G. Kersting, V. A. Vatutin (2009). Limit theorems for weakly subcritical branching processes in random environment. *J. Theoret. Probab.* **25** (2012) 703-732.
- [ABKV11] V.I. Afanasyev and C. Böinghoff and G. Kersting and V.A. Vatutin (2011). Conditional limit theorems for intermediately subcritical branching processes in random environment. To appear in *Ann. Inst. H. Poincaré Probab. Statist.* <http://arxiv.org/abs/1108.2127>.
- [AGKV05] V. I. Afanasyev, J. Geiger, G. Kersting, V.A. Vatutin (2005). Criticality for branching processes in random environment. *Ann. Probab.* **33**. 645-673.
- [A75] A. Agresti (1975). On the extinction times of varying and random environment branching processes. *J. Appl. Prob.* 12, 39-46.
- [A99] D. J. Aldous. Deterministic and stochastic models for coalescence (aggregation and coagulation) : a review of the mean-field theory for probabilists. *Bernoulli*, 5(1) :3–48, 1999.
- [AS10] E. Aïdékon, Z. Shi (2010). Weak convergence for the minimal position in a branching random walk : a simple proof. *Periodica Mathematica Hungarica* 61 (2010) 43-54.
- [AG12] G. Alsmeyer, S. Grottrup (2012). A host-parasite model for a two-type cell population. To appear in *Adv. Appl. Probab.*
- [A03] F. Arrigoni (2003). Deterministic approximation of a stochastic metapopulation model. *Adv. Appl. Prob.* 35, 691-720.
- [A94] K. B. Athreya (1994). Large deviation rates for branching processes I . Single type case. *Ann. Appl. Probab.* 4, no. 3, 779-790.
- [AK71a] K. B. Athreya, S. Karlin (1971). On branching processes with random environments I : Extinction probability. *Ann. Math. Stat.* 42. 1499-1520.
- [AK71b] K. B. Athreya, S. Karlin (1971). On branching processes with random environments II : Limit theorems. *Ann. Math. Stat.* 42. 1843-1858.
- [AN04] K. B. Athreya, P. E. Ney (2004). *Branching processes*. Dover Publications, Inc., Mineola, NY.

- [AK98a] K. Athreya, H.J. Kang (1998). Some limit theorems for positive recurrent branching Markov chains I. *Adv. Appl. Prob.* 30(3). 693-710.
- [AK98b] K. Athreya, H.J. Kang (1998). Some limit theorems for positive recurrent branching Markov chains II. *Adv. Appl. Prob.* 30(3). 711-722.
- [A00] K. B. Athreya (2000). Change of measure of Markov chains and the  $L \log L$  theorem for branching processes. *Bernoulli* Vol. 6, No 2, 323-338.
- [BD12] N. Bacaër, E. H. Ait Dads (2012). On the probability of extinction in a periodic environment. *J. Math. Biol.* DOI 10.1007/s00285-012-0623-9.
- [B06] S. Benhamou (06). Detecting an orientation component in animal paths when the preferred direction is individual-dependent", *Ecology*, Vol. 87, 518-528.
- [B94] S. Benhamou (1994). Spatial memory and searching efficiency. *Animal Behaviour*, Vol. 47, 1423-1433.
- [B11] S. Benhamou (2011). Dynamic Approach to Space and Habitat Use Based on Biased Random Bridges. *PLoS ONE*
- [BDG09] B. Bercu, B. De Saporta, A. Gégout-Petit (2009). Asymptotic analysis for bifurcating autoregressive processes via a martingale approach. *Electr. Journ. of Probability* 14 (87), 2492–2526.
- [BB12] B. Bercu, V. Blandin (2012). A Rademacher-Menchov approach for random coefficient bifurcating autoregressive processes. *Avialable via* <http://arxiv.org/abs/1210.5835>.
- [BD94] J. Bertoin, R. A. Doney (1994). On conditioning a random walk to stay non-negative. *Ann. Probab.* 22, pp. 2152 - 2167.
- [B96] J. Bertoin (1996). Lévy processes. Cambridge Tracts in Mathematics, 121, *Cambridge University press*, Cambridge 1996.
- [BL00] J. Bertoin, J-F. Le Gall (2000). The Bolthausen-Sznitman coalescent and the genealogy of continuous-state branching processes. *Probab. Theory Rel. Fields* 117, no. 2, 249-266.
- [B06] J. Bertoin (2006). Random fragmentation and coagulation processes. Cambridge Studies in Advanced Mathematics, 102. *Cambridge University Press*, Cambridge, 2006.
- [B76] J.D. Biggins (1976). The first and last birth problem for a multi-type age-dependent branching process. *Adv. Appl. Probab.*, Vol 8, 446-459.
- [B77a] J.D. Biggins (1977). Martingale convergence in the branching random walk. *J. Appl. Probab.* 14, 25-37.
- [B77b] J.D. Biggins (1977). Chernoff's theorem in the branching random walk. *J. Appl. Probab.* 14, 630-636.
- [B79] J. D. Biggins (1979). Growth rates in branching Random walk. *Z. Wahrsch. Verw. Gebiete* Vol. 48, no. 1, 17-34.
- [B90] J. D. Biggins (1990). The central limit theorem for the supercritical branching random walk and related results. *Stoch. Proc. Appl.* 34, 255-274.
- [B99] P. Billingsley (1999). *Convergence of probability measures*. Second edition. Wiley Series in Probability.
- [B88] N. H. Bingham (1988). On the limit of a supercritical branching process. *J. Appl. Prob.* 25A, 215-228.

- [BGK04] M. Birkner, J. Geiger M. Kersting Branching processes in random environment - a view on critical and subcritical cases (with Jochen Geiger and Götz Kersting), in the proceedings of the DFG-Schwerpunktprogramm *Interacting Stochastic Systems of High Complexity*.
- [BDA12] S. V. Bitseki Penda, H. Djellout, A. Guillin. Deviations inequalities, moderate deviations and some limits theorems for bifurcating Markov chains with application. To appear in *Ann. Appl. Probab.*.
- [BD12] S. V. Bitseki Penda, H. Djellout. Deviations inequalities and moderate deviations for estimators of parameters in bifurcating autoregressive models. To appear in *Ann. Inst. Henri Poincaré*.
- [B13] S. V. Bitseki Penda (2013). Deviations inequalities for bifurcating Markov chains on Galton- Watson tree. *Avialable via* <http://arxiv.org/abs/1302.3768>.
- [B12] V. Blandin. Limit theorems for bifurcating integer-valued autoregressive processes (2012). *Avialable via* <http://arxiv.org/abs/1202.0470>.
- [BH12] C. Boeinghoff, M. Hutzenthaler (2012). Branching diffusions in random environment. *Markov Proc. Rel. Fields* 18, 269-310.
- [BK10] C. Böinghoff and G. Kersting (2010). Upper large deviations of branching in a random environment - Offspring distributions with geometrically bounded tails. *Stoch. Proc. Appl.* **120** 2064-2077.
- [B08] L. Börger, B.D. Dalziel, J.M. Fryxell (2008). Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters*, Vol. 11, No. 6, Blackwell Publishing Ltd, 1461-0248, url = <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01182.x>,
- [B02] K. Borovkov (2002). A note on diffusion-type approximation to branching processes in random environments. *Teor. Veroyatnost. i Primenen.* 47 (2002), no. 1, 183-188; translation in *Theory Probab. Appl.* 47 (2003).
- [B10] Z.I. Botev, J.F. Grotowski, D.P. Kroese (2010). Kernel Density Estimation via Diffusion. *Annals of Statistics*, Vol. 38, 2916-2957.
- [BD86] M.D. Brennan, R. Durrett (1986). Splitting intervals. *Ann. Probab.*, 14 :1024-1036.
- [BD87] M.D. Brennan, R. Durrett (1987). Splitting intervals II : Limit laws for lengths. *Probab. Theory Related Fields*, 75 :109-127.
- [Br02] D.R. Brillinger, K.P. Haiganoush, A.A. Ager, J.G. Kie, B.S. Stewart (2002). Employing stochastic differential equations to model wildlife motion. *Bull Braz Math Soc.* Vol. 33, No. 3, 385-408.
- [BH07] J. Van den Broek, H. Heesterbeedk (2007). Nonhomogeneous birth and death models for epidemic outbreak data. *Biostatistics*, 8, 2, pp. 453-467 doi :10.1093/biostatistics/kxl023.
- [B43] . W.H. Burt (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J. Mammal.*, Vol. 24, 346-352.
- [CGU13] M. E. Caballero, J. L. Peres Garmendia, G. Uribe Bravo (2013). A Lamperti type representation of Continuous-State Branching Processes with Immigration. *Ann. Probab.* Vol. 41, N. 3A, p. 1585-1627.

- [CLU09] M. E. Caballero, A. Lambert, G. Uribe Bravo (2009). Proof(s) of the Lamperti representation of continuous-state branching processes *Probab. Surveys* 6 62-89.
- [Cal09] P. Cattiaux, P. Collet, A. Lambert, S. Martínez, S. Méléard J. San Martín (2009). Quasi-stationary distributions and diffusion models in population dynamics. *Ann. Probab.*, 37(5) :1926–1969, 2009.
- [C80] R. Cogburn. Markov chains in random environments : the case of Markovian environments. *Ann. Probab.*, 8(5) :908–916, 1980.
- [C11] B. Cloez (2011). Limit theorems for some branching measure-valued processes. *Avialable via* <http://arxiv.org/abs/1106.0660>.
- [C84] W. S. Cooper (1984). Expected time to extinction and the concept of fundamental fitness. *Journal of Theoretical Biology* 107(4) : 603-629.
- [CP07] F. Comets , S. Popov (2007). Shape and local growth for multidimensional branching random walks in random environment. *ALEA* 3, 273-299.
- [CY11] F. Comets, N. Yoshida (2011). Branching random walks in space-time random environment : survival probability, global and local growth rates. *Journal of Theoretical Probability* 24 (3), 657-687.
- [CRW91] B. Chauvin, A. Rouault and A. Wakolbinger (1991). Growing conditioned trees. *Stochastic Processes and their Applications* 39, 117–130.
- [C81] R. Cogburn, W. C. Torrez. Birth and death processes with random environments in continuous time. *J. Appl. Probab.*, 18(1) :19–30, 1981.
- [DGC08] E. Danchin, L-A. Giraldeau, F. Cézilly (2008). *Behavioural Ecology : An Evolutionary Perspective on Behaviour*. Oxford University Press.
- [D88] F. M. Dekking (1988). On the survival probability of a branching process in a finite state iid environment. *Stochastic Process. Appl.* 27, 151-157.
- [DZ98] A. Dembo, O. Zeitouni (1998). *Large deviations techniques and applications*. Applications of Mathematics (New York) 38 (Second edition ed.)
- [DM10] J-F Delmas, L. Marsalle (2010). Detection of cellular aging in a Galton-Watson process. *Stoch. Proc. Appl.* 120, 2495-2519.
- [DGM11] B. De Saporta, A. Gégout-Petit, L. Marsalle (2011). Parameters estimation for asymmetric bifurcating autoregressive processes with missing data. *Electron. J. Stat.* 5 , 1313-1353.
- [D96] P. C. Dias (1996). Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology & Evolution*, No 8, Vol. 11, 326–330.
- [DHKR12] M. Doumic, M. Hoffmann, Krell N., Robert L. (2012). Statistical estimation of a growth-fragmentation model observed on a genealogical tree. *Avialable via* <http://arxiv.org/abs/1210.3240>.
- [D97] J.C. D’Souza, B. Hambly (1997). On the Survival Probability of a Branching Process in a Random Environment. *Adv. Appl. Probab.*, Vol. 29, No. 1, pp. 38-55.
- [D80] R. Durrett (1980). Conditioned limit theorem for random walks with negative drift. *Z. Wahrsch. Verw. Gebiete* 52, no. 3, 277-287.
- [DM09] R. Durrett, S. Moseley (2010). Evolution of resistance and progression to disease during clonal expansion of cancer. *Theor. Pop. Biol.* Feb 77(1) : 42-8. doi : 10.1016/j.tpb.2009.10.008.

- [D08] E. Dyakonova (2008). On subcritical multi-type branching process in random environment. *Fifth Colloquium on Mathematics and Computer Science*, 397-404, *Discrete Math. Theor. Comput. Sci. Proc.*.
- [D91] E. B. Dynkin (1991). Branching particle systems and superprocesses. *Ann. Probab.*, Vo. 19, No 3, 1157-1194.
- [ER91] N. El Karoui, S. Roelly (1991). Propriétés de martingales, explosion et représentation de Lévy-Khintchine d'une classe de processus de branchement à valeurs mesure. *Stoch. Process. Appl.*, Vol. 38, No 2, 239-266.
- [ET02] J. Engländer, D. Turaev (2002). A scaling limit theorem for a class of superdiffusions. *Ann. Probab.* 30 683-722.
- [EW06] J. Engländer A. Winter, A. (2006). Law of large numbers for a class of superdiffusions. *Ann. Inst. Henri Poincaré Probab. Statist.* 42 171-185.
- [ERSS12] S. N. Evans, P. L. Ralph, S. J. Schreiber, A. Sen (2012). Stochastic population growth in spatially heterogeneous environments *Journal of Mathematical Biology*.
- [ES07] S.N. Evans, D. Steinsaltz (2007). Damage segregation at fissioning may increase growth rates : A superprocess model. *Theor. Pop. Bio.* 71, 473-490.
- [FW07] K. Fleischmann, V. Wachtel (2007). Lower deviation probabilities for supercritical Galton-Watson processes. *Ann. Inst. Henri Poincaré Probab. Statist.* 43 , no. 2, 233-255
- [FW09] K. Fleischmann, V. Wachtel (2009). On the left tail asymptotics for the limit law of supercritical Galton-Watson processes in the Böttcher case. *Ann. Inst. Henri Poincaré Probab. Stat.* no. 1, 201-225.
- [FV99] K. Fleischmann, V. Vatutin (1999). Reduced subcritical Galton-Watson processes in a random environment. *Adv. in Appl. Probab.* 31, no. 1, 88-111.
- [FM04] N. Fournier, S. Méléard (2004). A microscopic probabilistic description of a locally regulated population and macroscopic approximations. *Ann. Appl. Probab.* 14 1880-1919.
- [FL10] Z. Fu, Z. Li (2010). Stochastic equations of non-negative processes with jumps. *Stoch. Proc. Appl.*. Vol. 120, No 3, 306-330.
- [FK60] H. Furstenberg, H. Kesten (1960). Products of random matrices. *The Annals of Mathematical Statistics*, 31(2) :457-469.
- [GMPV10] N. Gantert, S. Müller, S. Popov, M. Vachkovskaia (2010). Survival of branching random walks in random environment. *Journal of Theor. Probab.*, 23, 1002-1014.
- [GLM13] A. O. Gautestad, L. E. Loe, A. Mysterud (2013). Inferring spatial memory and spatiotemporal scaling from GPS data : comparing red deer *Cervus elaphus* movements with simulation models. *Journal of animal Ecology* doi : 10.1111/1365-2656.12027.
- [G99] J. Geiger (1999). Elementary new proofs of classical limit theorems for Galton-Watson processes. *J. Appl. Prob.* 36, 301-309.
- [GK04] J. Geiger, L. Kauffmann (2004). The shape of large Galton-Watson trees with possibly infinite variance. *Random Structures Algorithms*, Vol. 25, No. 3, 311-335
- [GKV03] J. Geiger, G. Kersting, V. A. Vatutin (2003). Limit theorems for subcritical branching processes in random environment. *Ann. Inst. Henri Poincaré* 39, no. 4. 593-620.

- [GB08] H. O. Georgii, E. Baake (2008). Supercritical multitype branching processes : the ancestral types of typical individuals. *Adv. Appl. Probab.* 35, 1090-1110.
- [GRW92] L.G. Gorostiza, S. Roelly, A. Wakolbinger (1992). Persistence of critical multitype particle and measure branching processes, *Probability Theory and Related Fields*, Vol. 92, No 3, 313-335.
- [G74] D. R. Grey (1974). Asymptotic Behaviour of Continuous Time, Continuous State-Space Branching Processes. *J. of Appl. Probab.*, Vol. 4, 669-677.
- [GZ93] D.R. Grey, L. Zhunwei (1993). The asymptotic behaviour of extinction probability in the Smith Wilkinson branching processes. *Adv. Appl. Prob.* 25, No 2, 263-289.
- [G74] A. Grimvall (1974). On the convergence of sequences of branching processes. *Ann. Probability*, Vol 2, 1027-1045.
- [GL01] Y. Guivarc'h, Q. Liu (2001). Asymptotic properties of branching processes in random environment. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t.332, Série I. 339-344.
- [G07] J. Guyon (2007). Limit theorems for bifurcating Markov chains. Application to the detection of cellular aging. *Ann. Appl. Probab.* 17, No 5/6, 1538-1569.
- [HH09] R. Hardy and S.C. Harris (2009). A spine approach to branching diffusions with applications to  $L^p$ -convergence of martingales. *Séminaire de Probabilités*, Vol. XLII, No 1979, Springer, Berlin.
- [HJV] P. Haccou, P. Jagers, V. Vladimirov *Branching processes : variation, growth, and extinction of populations*. Cambridge Studies in Adaptive Dynamics. Cambridge University Press, Cambridge ; IIASA, Laxenburg, 2007.
- [H92] B. Hambly (1992). On the limiting distribution of a supercritical branching process in random environment. *J. Appl. Probab.* 29, No 3, 499-518.
- [HGB97] I. Hanski, M. E. Gilpin (1997). *Metapopulation biology : Ecology, genetics, and evolution*. Academic press San Diego, California.
- [HR09] S.C. Harris and M.I. Roberts (2009). Branching Brownian motion : almost sure growth along scaled paths, *Available via* <http://arxiv.org/abs/0906.0291>.
- [HR13] S. C. Harris, M. I. Roberts (2013). A strong law of large numbers for branching processes : almost sure spine events *Available via* <http://arxiv.org/abs/1302.7199>.
- [HMN94] P. Harvey, R. May, S. Nee (94). Phylogenies without fossil. *Evolution* Vol. 48, No. 3, 523-529.
- [HSV67] C. R. Heathcote, E. Seneta, D. Vere-Jones (1967). A refinement of two theorems in the theory of branching processes. *Teor. Veroyatnost. i Primenen.* 12 341-346.
- [H10] M. Hebblewhite, D.T. Haydon (2010). Distinguishing technology from biology : a critical review of the use of GPS telemetry data in ecology. Vol. 365, No 1550, 2303-2312.
- [H98] K. Hirano (1998). Determination of the limiting coefficient for exponential functional of random walks with positive drift. *J. Math. Sci. Univ. Tokyo* 5, 299-332.
- [H85] R. D. Holt (1985). Population dynamics in two-patch environments : some anomalous consequences of an optimal habitat distribution. *Theor. Pop. Bio.*, No. 2, Vol. 28, 181-208.

- [HS09] Minimal position and critical martingale convergence in branching random walks, and directed polymers on disordered trees (2009). *Ann. Probab.* Vol 37, no 2, 742-789.
- [HL12] C. Huang, Q. Liu (2012). Moments, moderate and large deviations for a branching process in a random environment. *Stoch. Proc. Appl.* 122, no. 2, 522-545.
- [HL11] C. Huang, Q. Liu (2011). Harmonic moments and large deviations for a supercritical branching process in a random environment. *C. R. Math. Acad. Sci. Paris* 349, no. 21-22, 1199-1202.
- [H07] J.S. Horne, E.O. Garton, S.M. Krone, J.S. Lewis (2007). Analyzing animal movements using brownian bridges. *Ecology*, Vol. 88, No 9, 2354-2363.
- [HL10] C. Huang, Q. Liu (2010). Convergence in  $L^p$  and its exponential rate for a branching process in a random environment. *Avialable via <http://arxiv.org/abs/1011.0533>*
- [HL11b] C. Huang, Q. Liu (2011). Branching random walk with a random environment in time. *Preprint*.
- [H11] M. Hutzenthaler (2011). Supercritical branching diffusions in random environment (2011). *Electronic Comm. in Probab.* 16, no 69, 781-791
- [I74] D. L. Iglehart (1974). Conditioned limit theorems for random walks. *Stochastic processes and related topics* (Proc. Summer Res. Inst. Statist. Inference for Stochastic Processes, Indiana Univ., Bloomington, Ind., 1974, Vol. 1), 167-194.
- [IW89] N. Ikeda, S. Watanabe (1989). *Stochastic differential equations and diffusion processes*, 2nd ed. North-Holland.
- [JS03] J. Jacod, A. N. Shirayev (2003). *Limit theorems for stochastic processes*, Springer-Verlag, Grundlehren der Mathematischen Wissenschaften.
- [JN84] P. Jagers, O. Nerman (1984). The growth and composition of branching populations. *Adv. Appl. Probab.*, Vol. 16, No. 2, 221-259.
- [JY98] V. A. A Jansen, J. Yoshimura (1998). Populations can persist in an environment consisting of sink habitats only. *Proc. of the Nat. Acad. Sci.*, No. 7, Vol. 95 3696-3698.
- [L99] C. J. Luchsinger (1999). Mathematical models of a parasitic disease. Dissertation zur Erlangung der naturwissenschaftlichen Doktorwürde. Zürich ZH und Mitlödi GL.
- [K02] O. Kallenberg (02). Foundations of modern probability. Second edition. Probability and its Applications (New York). Springer-Verlag, New York, 2002.
- [K74a] N. Kaplan (1974). Some Results about Multidimensional Branching Processes with Random Environments. *Ann. Probab.*, Vol. 2, No. 3., 441-455.
- [K74b] N. Kaplan (1974). A note on the supercritical branching processes with random environments. *Ann. Probab.* Vol. 2, 509-514.
- [K75] S. Karlin, H. M. Taylor (1975). *A first course in stochastic processes*. Academic Press [A subsidiary of Harcourt Brace Jovanovich, Publishers], New York-London, second edition, 1975.
- [KS66] H. Kesten, B. Stigum (1966). A limit theorem for multidimensional Galton Watson processes. *Ann. Math. Statist.* 37, 1211-1223

- [K87] E. S. Key (1987). Limiting Distributions and Regeneration Times for Multitype Branching Processes with Immigration in a Random Environment. *Ann. Prob.*, Vol. 15, No. 1, 344-353.
- [K59] D. Kendall (1959). Unitary dilations of Markov transition operators, and the corresponding integral representations for transition-probability matrices. *Probability and statistics : The Harald Cramer volume* (edited by Ulf Grenander.) 139-161.
- [K97] M. Kimmel (1997). Quasistationarity in a branching model of division-within-division. *Classical and modern branching processes (Minneapolis, MN, 1994)*. 157-164, IMA Vol. Math. Appl., 84, Springer, New York.
- [K38] A. N. Kolmogorov (1938). On the solution of a problem in biology. *Izv NII Mat. Mekh. Tomsk. Univ.* 2 7-12.
- [K76] M.V. Kozlov (1976). On the asymptotic behaviour of the probability of non-extinction for critical branching processes in a random environment. *Theory Probab. Appl.* 21 (4), 742-751.
- [K06] M. V. Kozlov. (2006) On large deviations of branching processes in a random environment : geometric distribution of descendants. *Discrete Math. Appl.* **16** 155-174.
- [K10] M. V. Kozlov. (2010) On large deviations of strictly subcritical branching processes in a random environment with geometric distribution of progeny. *Theory Prob. Applicat.* Vol 54, No 3, 424-446.
- [K78] T. Kurtz (1978). Diffusion approximations for branching processes. *Adv. Probab. Related Topics* 198, Vol. 5, 269-292.
- [KLPP97] T. Kurtz, R. Lyons, R. Pemantle, Y. Peres (1997). A conceptual proof of the Kesten-Stigum theorem for multi-type branching processes. In *Classical and Modern Branching Processes*, ed. K. B. Athreya and P. Jagers. Springer, New York. 181-185.
- [Ky06] A. E. Kyprianou (2006). *Introductory lectures on fluctuations of Lévy processes with applications*. Springer-Verlag, Universitext, Berlin.
- [L05] A. Lambert (2005). The branching process with logistic growth. *Ann. Appl. Probab.*, 15(2) :1506–1535, 2005.
- [L93] R. Lande (1993). Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist* 911–927.
- [LES03] R. Lande, S. Engen, B-E Saether (2003). *Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation*. Oxford University Press.
- [L67a] J. Lamperti (1967). The limit of a sequence of branching processes. *Z. Wahrscheinlichkeitstheorie und Verw. Gebiete*, **7**, 271-288.
- [L67b] J. Lamperti (1967). Continuous state branching processes. *Bulletin of the American Mathematical Society*, **73**, 382-386.
- [L08] A. Lambert (2008). Population dynamics and random genealogies. *Stochastic Models*, 45-163.
- [L06] J-F. Le Gall (2006). Random trees and applications, *Probability Surveys*, 2006.
- [LL10] G. Lawler, V. Limic (2010). *Random Walk : A Modern Introduction*. Cambridge University Press.



- [LPP95] R. Lyons, R. Pemantle, Y. Peres (1995). Conceptual proofs of  $L \log L$  criteria for mean behavior of branching processes. *Ann. Probab.* 23 (3), 1125-1138.
- [M98] S. Méléard (1998). Convergence of the Fluctuations for Interacting Diffusions with Jumps Associated with Boltzmann Equations. *Stochastics and Stochastics Reports*, Vol. 63, 195-225.
- [MV12] S. Méléard, D. Villemonais (2012). Quasi-stationary distributions and population processes. *Prépublication*, available via <http://arxiv.org/abs/1112.4732>.
- [M84] M. Métivier (1984). Convergence faible et principe d'invariance pour des martingales à valeurs dans des espaces de Sobolev. *Ann. Inst. Henri Poincaré*, Vol. 20 No. 4. 329-348.
- [MT09] S. Meyn L. Tweedie (2009). *Markov Chains and Stochastic Stability*. Broché.
- [ML06] P. R. Moorcroft, M. A. Lewis (2006). *Mechanistic Home Range Analysis*. Princeton University Press.
- [M02] J. M. Morales, S. Ellner (2002). Scaling up animal movements in heterogeneous landscapes : the importance of behavior. *The Ecological Society of America*, Vol. 83, No. 8, 2240-2247.
- [Mal04] J. M. Morales, D. T. Haydon, J. Frair , K. E. Holsinger, J. M. Fryxell (2004). Extracting more out of relocation data : building movement models as mixtures of random walks ; *Ecology* 85(9), 2436-2445.
- [MO08] P. Mörters, M. Ortgiese (2008). Small value probabilities via the branching tree heuristic. *Bernoulli* 14, no. 1, 277-299.
- [M13] F. Mukhamedov (2013). Weak ergodicity of nonhomogeneous Markov chains on noncommutative  $L_1$ -spaces. *Banach J. Math. Anal.* Vol. 7, No. 2, 53 -73.
- [M08] S. Müller (2008). A criterion for transience of multidimensional branching random walk in random environment. *Electr. Jour. Probab.* 13, 1189-1202.
- [N11] M. Nakashima (2011). Almost sure central limit theorem for branching random walks in random environment. *Ann. Appl. Probab.*, 21(1), 351-373.
- [N12] M. Nakashima (2013). Minimal Position of Branching Random Walks in Random Environment. *J. Theor Probab.* 26 :1181-1217
- [NJ84] O. Nerman, P. Jagers (1984). The stable double infinite pedigree process of supercritical branching populations. *Z. Wahrsch. Verw. Gebiete* 65 , no. 3, 445 ?460.
- [NV04] P. E. Ney, A. N. Vidyashankar (2004). Local limit theory and large deviations for supercritical branching processes. *Ann. Appl. Probab.* 14, no. 3, 1135-166.
- [O91] S. Orey (1991). Markov chains with stationary Markov transition probabilities. *Ann. Prob.* 19 (3), 907-928.
- [P07] B. Perthame (2007). *Transport equations arising in biology*. Frontiers in Mathematics Birkhauser, frontiers in mathematics edition.
- [P04] H.K. Preisler, A.A. Ager, B.K. Johnson, J.G. Kie (2004). Modeling animal movements using stochastic differential equations. *Environmetrics*, Vol. 15, 643-657.
- [P88] H. R. Pulliam (1988). Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 652-661.
- [R93] J. A. C. Resing (1993). Polling systems and multitype branching processes. *Queueing Systems* 1993, Vol. 13, Issue 4, 409-426.

- [R07] A. Roithershtein (2007). A note on multitype branching processes with immigration in a random environment. *Ann. Probab.* Vol. 35, No. 4, 1573-1592.
- [Ral13] N. O. Rode, E. Lievens, E. Flaven, A. Segard, R. Jabbour-Zahab, M. I. Sanchez, T. Lenormand (2013). Why join groups? Lessons from parasite-manipulated *Artemia*. *Ecology letters*. 16(4) : 493-501.
- [R00] A. Rouault (2000). Large deviations and branching processes. *Proceedings of the 9th International Summer School on Probability Theory and Mathematical Statistics* (Sozopol, 1997). Pliska Stud. Math. Bulgar. 13, 15-38.
- [S71] M. Samuels (1971). Distribution of the branching process population among generations. *Journal of Appl. Probab.*, Vol. 8, 655-667.
- [S94] T. Seppäläinen (1994). Large deviations for Markov chains with Random Transitions. *Ann. Prob.* 22 (2), 713-748.
- [Sal05] R. M. Sibly, D. Barker, M. C. Denham, J. Hone, M. Pagel. On the regulation of populations of mammals, birds, fish, and insects. *Science*, 309(5734) :607–610, 2005.
- [S08] Z. Shi (2008). *Random walks and trees*. Lecture notes, Guanajuato, Mexico, November 3-7.
- [S67] M. L. Silverstein (1967). A new approach to local times. *J. Math. Mech.* Vol. 17, 1023-1054.
- [SG97] D. A. Sinclair, L. Guarente (1997). Extrachromosomal rDNA circles- a cause of aging in yeast. *Cell* 91 (7), 1033-1042.
- [SW69] W.L. Smith, W. Wilkinson (1969). On branching processes in random environments. *Ann. Math. Stat.* 40, No 3, 814-827.
- [Sal10] P.E. Smouse, S. Focardi, P.R. Moorcroft, J.G. Kie, J.D. Forester, J.M. Morales. *Stochastic modelling of animal movement*. Vol. 365, 1550, 2201-2211.
- [S11] T. Stalder (2011). Simulating Trees with a Fixed Number of Extant Species. *Syst. Biol.* 60 (5) : 676-684.
- [SMGT05] E. J. Stewart, R. Madden, G. Paul, F. Taddei (2005). Aging and Death in a Organism that reproduces by Morphologically Symmetric Division. *PLoS Biol.* 3(2) : e45.
- [T88] D. Tanny (1988). A necessary and sufficient condition for a branching process in a random environment to grow like the product of its means. *Stoch. Proc. Appl.* 28, no. 1, 123-139.
- [T78] W. C. Torrez. The birth and death chain in a random environment : instability and extinction theorems. *Ann. Probab.*, 6(6) :1026–1043 (1978).
- [V91] E. A. van Doorn (1991). Quasi-stationary distributions and convergence to quasi-stationarity of birth-death processes. *Adv. in Appl. Probab.*, 23(4) :683–700, 1991.
- [V04] V. Vatutin (2004). A limit theorem for an intermediate subcritical branching process in a random environment. *Theory Probab. Appl.* 48, no. 3, 481-492.
- [VD10] V. Vatutin, E. E. Dyakonova (2010). Asymptotic properties of multitype critical branching processes that evolve in a random environment. (Russian) *Diskret. Mat.* 22, no. 2, 22-40 ; translation in *Discrete Math. Appl.* 20 (2010), no. 2, 157-177
- [VDJS12] V. Vatutin, E. Dyakonova, P. Jagers, S. Sagitov (2012). A decomposable branching process in a Markovian environment. *Int. J. Stoch. Anal.*, Art. ID 694285.

- [VZ12] V. Vatutin, X. Zheng (2012). Subcritical branching processes in random environment without Cramer condition. *Stoch. Proc. Appl.*, **122**, pp. 2594-2609.
- [Val99] G.M. Viswanathan, S.V. Buldyrev, S. Havlin, M.G.E. da Luzk, E.P. Raposok, H.E. Stanley. Optimizing the success of random searches. *Nature*, Vol. 401, 911-914.
- [Y11] Y. Ye (2011). Probabilité de survie d'un processus de branchement dans un environnement aléatoire Markovien. *Thèse*, Université F. Rabelais de Tours.
- [Y08] N. Yoshida (2008). Central limit theorem for random walk in random environment. *Ann. Appl. Probab.* **18** (4), 1619-1635.