Processus de branchement avec mutations avantageuses

Patrick Hoscheit[1]

[1]CERMICS, Ecole des Ponts ParisTech

Colloque “Jeunes Probabilistes et Statisticiens”
CIRM, 20 avril 2012

Processus de branchement

Définition

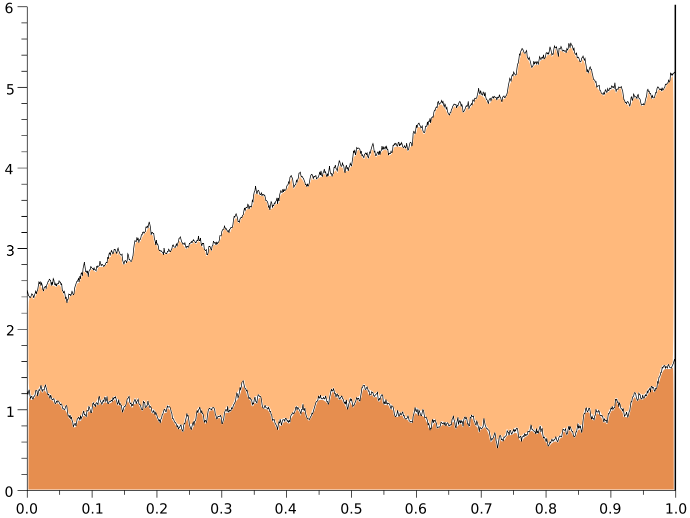
Processus de branchement (CSBP) :

- Processus de Markov homogène à valeurs dans $[0, \infty]$
- Propriété de branchement : un CSBP issu de $x + y$ est la somme de deux CSBP indépendants, issus de x et de y :

$$P_t(x + y, \cdot) = P_t(x, \cdot) * P_t(y, \cdot)$$

- Limites d'échelle des processus de Galton-Watson
- Peuvent ou non s'éteindre (sur/sous-criticalité) ou exploser (conservativité)

Propriété de branchement



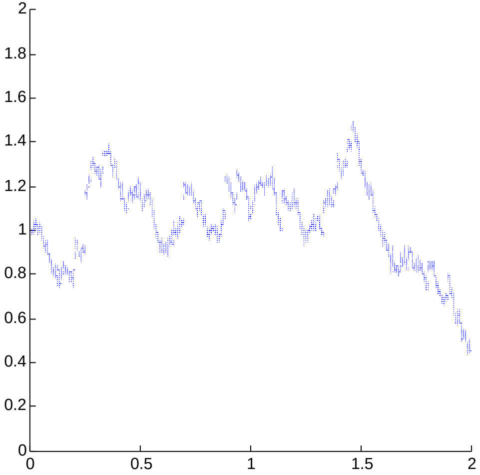
Mécanisme de branchement

Les processus de branchement sont caractérisés par un *mécanisme de branchement* (Lamperti 1967,Silverstein 1968) :

$$\psi(\lambda) = \alpha\lambda + \beta\lambda^2 + \int_{(0,\infty)} \Pi(d\ell)(e^{-\lambda\ell} - 1 + \lambda\ell\mathbf{1}_{\ell<1})$$

- $\alpha \geq 0$: paramètre d'échelle.
- $\beta \geq 0$: reproduction binaire, “microscopique”.
- Π : reproduction “macroscopique”.

Simulation



Kortchemski©

Mécanisme de branchement

$$\psi(\lambda) = \alpha\lambda + \beta\lambda^2 + \int_{(0,\infty)} \Pi(d\ell)(e^{-\lambda\ell} - 1 + \lambda\ell\mathbf{1}_{\ell<1})$$

- $\alpha \geq 0$: paramètre d'échelle.
- $\beta \geq 0$: reproduction binaire, “microscopique”.
- Π : reproduction “macroscopique”.

On se restreint au cas où $\Pi = 0$ et $\beta > 0$ ($\Leftrightarrow$ Y continu et fini p.s.)

Mesure canonique

On note $\mathbb{P}_x^{\psi}[dY]$ la loi du CSBP de mécanisme ψ, issu de x.

- Mesure “canonique” $\mathbb{N}^{\psi}[dY]$ telle que

$$\mathbb{P}_x^{\psi}[\exp(-\lambda Y_t)] = \exp(x\mathbb{N}^{\psi}[1 - \exp(-\lambda Y_t)]).$$

- Mesure σ-finie sur l’espace des fonctions continues positives
- Interprétation : CSBP issu de x = somme d’une infinité de CSBP indépendants, issus d’une masse infinitésimale, de “loi” $\mathbb{N}^{\psi}$.

Immigration et mutations

Définition

On se donne un mécanisme d'immigration : $\phi(\lambda) = \bar{\alpha}\lambda$, ainsi qu'une fonction de contrôle $h : [0, \infty) \to [0, \infty)$.

Définition (CSBP avec immigration)

On définit un CSBP de branchement ψ, d'immigration ϕ, contrôlé par h, issu de x, par $Z_t = Y_t + \sum_{i \in \mathcal{I}} Y_t^i$, où

- *Y est un CSBP de branchement ψ, issu de x,*
- *$\sum_{i \in \mathcal{I}} \delta_{(t^i, Y^i)}$ est une mesure ponctuelle de Poisson, indépendante de Y, d'intensité*

$$\bar{\alpha} h(t) dt \, \mathbb{N}^{\psi}[dY \circ \theta_t],$$

Interprétation

Deux composantes :

- Une population branchante “indigène” Y_t (de loi $\mathbb{P}_x^{\psi}$),
- Des immigrants qui arrivent “seuls”, avec une population initiale infinitésimale, et qui se reproduisent de la même façon que la population indigène.

Motivation

On souhaite introduire des phénomènes de *mutation*, qui rendent la population plus apte à se reproduire. Deux hypothèses à intégrer dans le précédent modèle :

- Mutation au niveau de l'individu $\Rightarrow$ taux global de mutations (d'immigration) *proportionnel* à la taille de la population.
- Mutants se reproduisent "mieux" que les clones.

Immigration proportionnelle

$\psi^0(\lambda) = \alpha\lambda + \beta\lambda^2$ mécanisme de branchement ; $\phi(\lambda) = \bar{\alpha}\lambda$ mécanisme d'immigration.

1. Soit Y^0 un CSBP(ψ^0), issu de x ;

Immigration proportionnelle

$\psi^0(\lambda) = \alpha\lambda + \beta\lambda^2$ mécanisme de branchement ; $\phi(\lambda) = \bar{\alpha}\lambda$ mécanisme d'immigration.

1. Soit Y^0 un CSBP(ψ^0), issu de x ;
2. Conditionnellement à Y^0, soit Y^1 un CSBPI(ψ^0, ϕ, Y^0) ;

Immigration proportionnelle

$\psi^0(\lambda) = \alpha\lambda + \beta\lambda^2$ mécanisme de branchement ; $\phi(\lambda) = \bar{\alpha}\lambda$ mécanisme d'immigration.

1. Soit Y^0 un CSBP(ψ^0), issu de x ;
2. Conditionnellement à Y^0, soit Y^1 un CSBPI(ψ^0, ϕ, Y^0) ;

   ...

Immigration proportionnelle

$\psi^0(\lambda) = \alpha\lambda + \beta\lambda^2$ mécanisme de branchement ; $\phi(\lambda) = \bar{\alpha}\lambda$ mécanisme d'immigration.

1. Soit Y^0 un CSBP(ψ^0), issu de x ;
2. Conditionnellement à Y^0, soit Y^1 un CSBPI(ψ^0, ϕ, Y^0) ;

   ...

n. Conditionnellement à Y^{n-1}, soit Y^n un CSBPI(ψ^0, ϕ, Y^{n-1}) ;

On définit

$$Y_t = \sum_{n \geq 0} Y_t^n.$$

Les mutations sont *neutres*, proportionnelles à la taille de la population.

Immigration proportionnelle

$\psi^0(\lambda) = \alpha\lambda + \beta\lambda^2$ mécanisme de branchement ; $\phi(\lambda) = \bar{\alpha}\lambda$ mécanisme d'immigration.

1. Soit Y^0 un CSBP(ψ^0), issu de x ;
2. Conditionnellement à Y^0, soit Y^1 un CSBPI(ψ^0, ϕ, Y^0) ;

   ...

n. Conditionnellement à Y^{n-1}, soit Y^n un CSBPI(ψ^0, ϕ, Y^{n-1}) ;

On définit

$$Y_t = \sum_{n \geq 0} Y_t^n.$$

Les mutations sont *neutres*, proportionnelles à la taille de la population.

Loi de Y ? Explosion en temps fini ? Extinction ?

Théorème (Abraham, Delmas 2009)

Soit ψ le mécanisme de branchement défini par $\psi(\lambda) = \psi^0(\lambda) - \phi(\lambda) = \beta\lambda^2 + (\alpha - \bar{\alpha})\lambda$. Alors Y est un processus de branchement de mécanisme de branchement ψ, issu de x.

Théorème (Abraham, Delmas 2009)

Soit ψ le mécanisme de branchement défini par $\psi(\lambda) = \psi^0(\lambda) - \phi(\lambda) = \beta\lambda^2 + (\alpha - \bar{\alpha})\lambda$. Alors Y est un processus de branchement de mécanisme de branchement ψ, issu de x.

Conséquences :

- Il n'y a jamais explosion en temps fini.
- La population totale peut très bien survivre éternellement, alors même que la population indigène s'éteint.

Comment intégrer des mutations avantageuses à ce modèle ?

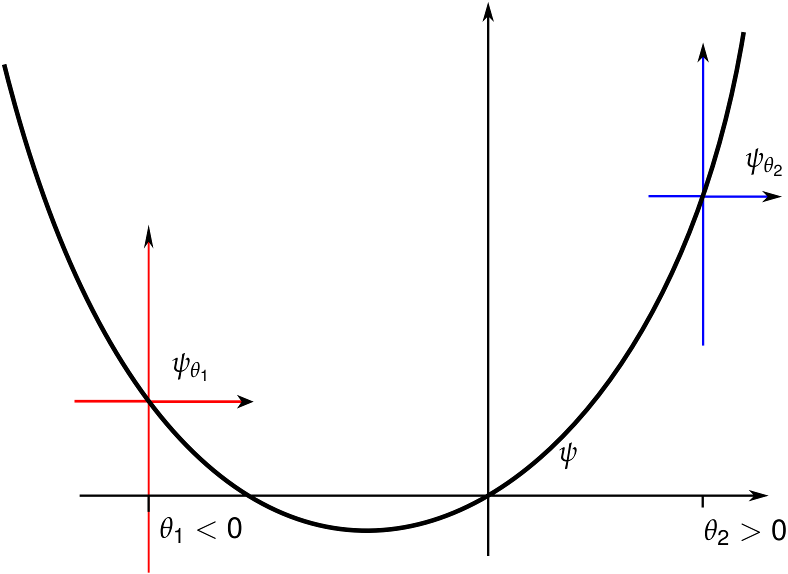
Mutations avantageuses

“Avantageuses” ?

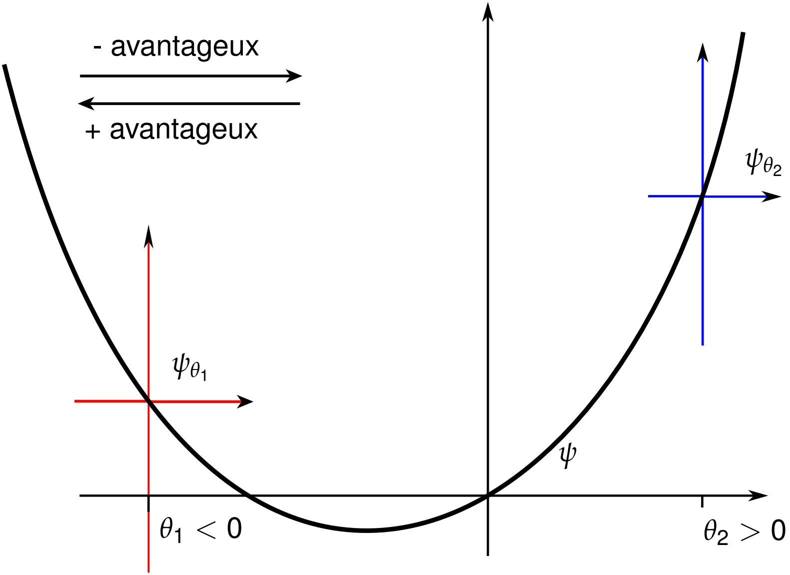
Famille paramétrée de mécanismes de branchement : si $\psi(\lambda) = \beta\lambda^2 + \alpha\lambda,\ \theta \in \mathbb{R}$,

$$\begin{aligned} \psi_\theta(\lambda) &= \psi(\lambda+\theta) - \psi(\theta) \\ &= \beta\lambda^2 + (\alpha + 2\beta\theta)\lambda. \end{aligned}$$

Si $\theta \leq 0$, le CSBP de mécanisme ψ est stochastiquement dominé par le CSBP de mécanisme ψ_θ.



ψ_{θ_2}
ψ_{θ_1}
ψ
$\theta_1 < 0$
$\theta_2 > 0$


- avantageux
+ avantageux
ψ_{θ_2}
ψ_{θ_1}
ψ
$\theta_1 < 0$
$\theta_2 > 0$

Accumulation de mutations avantageuses

On combine les deux idées : soit ψ un mécanisme de branchement, $\theta < 0$.

1. Soit Y^0 un CSBP(ψ), issu de $x > 0$,

Accumulation de mutations avantageuses

On combine les deux idées : soit ψ un mécanisme de branchement, $\theta < 0$.

1. Soit Y^0 un CSBP(ψ), issu de $x > 0$,
2. Conditionnellement à Y^0, soit $\sum_{i \in I^1} \delta_{(t_i^1, \theta_i^1, Y_i^1)}$ une mesure ponctuelle de Poisson, d'intensité
$$Y^0(t)dt\, d\tilde{\theta} \mathbf{1}_{\tilde{\theta} \in [\theta, 0]}\, \mathbb{N}^{\psi_{\tilde{\theta}}}[dY \circ \theta_t]$$
3. On pose $Y^1(t) = \sum_{i \in I^1} Y_i^1(t)$.

Accumulation de mutations avantageuses

On combine les deux idées : soit ψ un mécanisme de branchement, $\theta < 0$.

1. Soit Y^0 un CSBP(ψ), issu de $x > 0$,
2. Conditionnellement à Y^0, soit $\sum_{i \in I^1} \delta_{(t_i^1, \theta_i^1, Y_i^1)}$ une mesure ponctuelle de Poisson, d'intensité

$$Y^0(t)dt\, d\tilde{\theta} \mathbf{1}_{\tilde{\theta} \in [\theta, 0]}\, \mathbb{N}^{\psi_{\tilde{\theta}}}[dY \circ \theta_t]$$

3. On pose $Y^1(t) = \sum_{i \in I^1} Y_i^1(t)$.

   ...

Accumulation de mutations avantageuses

On combine les deux idées : soit ψ un mécanisme de branchement, $\theta < 0$.

1. Soit Y^0 un CSBP(ψ), issu de $x > 0$,
2. Conditionnellement à Y^0, soit $\sum_{i\in I^1} \delta_{(t_i^1,\theta_i^1,Y_i^1)}$ une mesure ponctuelle de Poisson, d'intensité
$$Y^0(t)dt\; d\tilde{\theta}\mathbf{1}_{\tilde{\theta}\in[\theta,0]}\; \mathbb{N}^{\psi_{\tilde{\theta}}}[dY\circ\theta_t]$$
3. On pose $Y^1(t) = \sum_{i\in I^1} Y_i^1(t)$.

   ...

n. Conditionnellement à Y^{n-1}, soit $\sum_{i\in I^n} \delta_{(t_i^n,\theta_i^n,Y_i^n)}$ une mesure ponctuelle de Poisson, d'intensité
$$\sum_{i\in I^{n-1}} Y_i^n(t)dt\; d\tilde{\theta}\mathbf{1}_{\tilde{\theta}\in[\theta,\theta_i]}\; \mathbb{N}^{\psi_{\tilde{\theta}}}[dY\circ\theta_t]$$

Résultat principal

Théorème (Abraham, Delmas, H)

Le processus $Y(t) = \sum_{n\geq 0} Y^n(t)$ *est encore un CSBP de mécanisme* ψ_θ*, issu de* x*.*

Résultat principal

Théorème (Abraham, Delmas, H)

Le processus $Y(t) = \sum_{n\geq 0} Y^n(t)$ *est encore un CSBP de mécanisme* ψ_θ*, issu de* x*.*

- Construction *consistante* quand θ varie

Résultat principal

Théorème (Abraham, Delmas, H)

Le processus $Y(t) = \sum_{n\geq 0} Y^n(t)$ *est encore un CSBP de mécanisme* ψ_θ*, issu de* x*.*

- Construction *consistante* quand θ varie
- Preuve : représentation par arbres de Lévy + introduction de la procédure duale (élagage)

Résultat principal

Théorème (Abraham, Delmas, H)

Le processus $Y(t) = \sum_{n\geq 0} Y^n(t)$ *est encore un CSBP de mécanisme* ψ_θ*, issu de* x*.*

- Construction *consistante* quand θ varie
- Preuve : représentation par arbres de Lévy + introduction de la procédure duale (élagage)
- Généralisation possible au cas de CSBP généraux, *conservatifs*, sous la *condition de Grey*.

Résultat principal

Théorème (Abraham, Delmas, H)

Le processus $Y(t) = \sum_{n \geq 0} Y^n(t)$ *est encore un CSBP de mécanisme* ψ_θ*, issu de* x.

- Construction *consistante* quand θ varie
- Preuve : représentation par arbres de Lévy + introduction de la procédure duale (élagage)
- Généralisation possible au cas de CSBP généraux, *conservatifs*, sous la *condition de Grey*.

Merci de votre attention !

Arbres de Lévy

- Représentation de la généalogie d'un CSBP
- Espaces métriques aléatoires (Aldous, Duquesne, Le Gall,...)

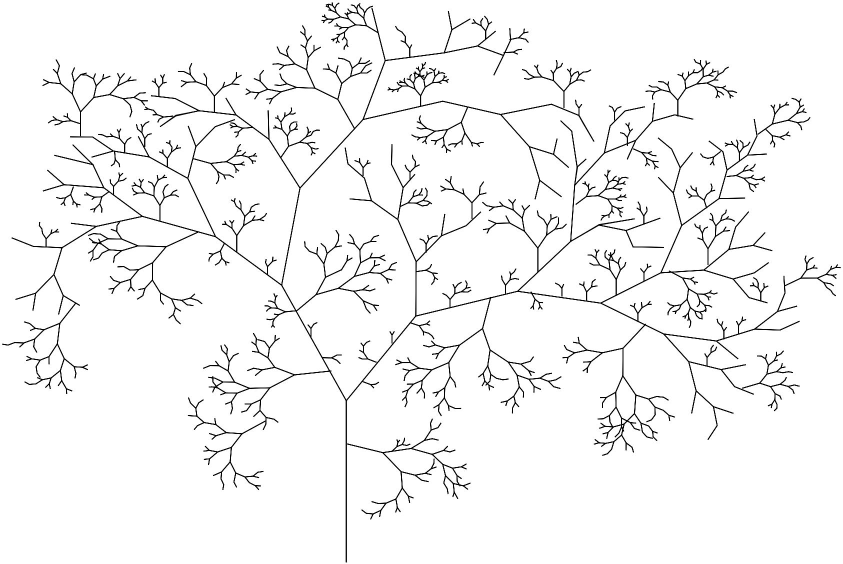
Arbres de Lévy

- Représentation de la généalogie d'un CSBP
- Espaces métriques aléatoires (Aldous, Duquesne, Le Gall,...)
- Procédure d'élagage poissonnien des arbres de Lévy $\Rightarrow$ familles décroissantes d'arbres de Lévy (Aldous, Pitman, Abraham, Delmas, Miermont...)

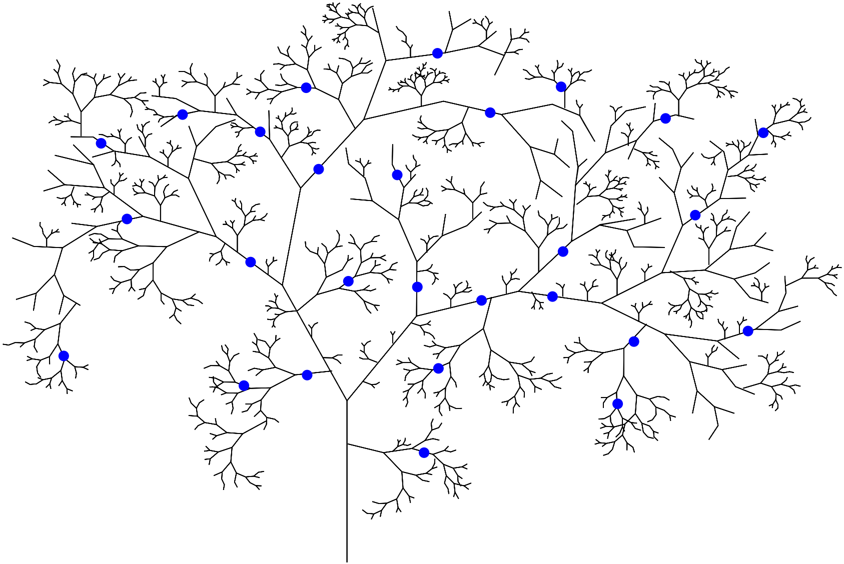
Arbres de Lévy

- Représentation de la généalogie d'un CSBP
- Espaces métriques aléatoires (Aldous, Duquesne, Le Gall,...)
- Procédure d'élagage poissonnien des arbres de Lévy $\Rightarrow$ familles décroissantes d'arbres de Lévy (Aldous, Pitman, Abraham, Delmas, Miermont...)
- Analyse des trajectoires du processus d'élagage $\Rightarrow$ description du compensateur comme mesure de Poisson

Élagage



Élagage



Élagage