Fardeau de dérive et structure spatiale

Raphaël Forien[1] Sarah Penington[2]

[1]CMAP - École Polytechnique

[2]Department of Statistics
University of Oxford

École de Printemps d'Aussois, 6-9 juin 2016

Vocabulaire

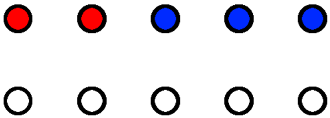
- 1 locus

Vocabulaire

- 1 locus
- plusieurs allèles

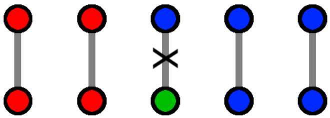
Vocabulaire

- 1 locus
- plusieurs allèles



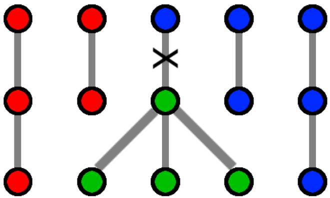
Vocabulaire

- 1 locus
- plusieurs allèles
- mutations



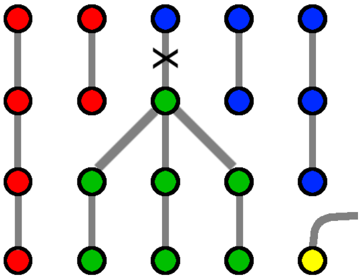
Vocabulaire

- 1 locus
- plusieurs allèles
- mutations
- sélection



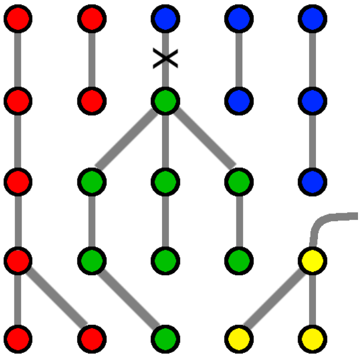
Vocabulaire

- 1 locus
- plusieurs allèles
- mutations
- sélection
- migration



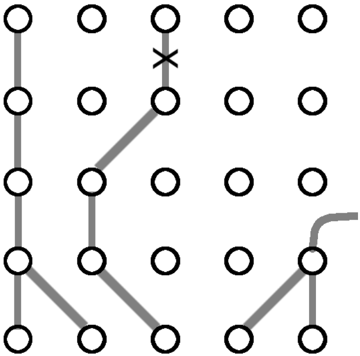
Vocabulaire

- 1 locus
- plusieurs allèles
- mutations
- sélection
- migration
- dérive génétique



Vocabulaire

- 1 locus
- plusieurs allèles
- mutations
- sélection
- migration
- dérive génétique



Surdominance

Hypothèses : population diploïde, N individus, pas de structure spatiale.
1 locus, 2 allèles possibles : A_1 et A_2.

Surdominance

Hypothèses : population diploïde, N individus, pas de structure spatiale.
1 locus, 2 allèles possibles : A_1 et A_2.

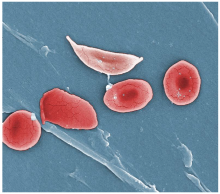
$$\begin{array}{ccc} A_1A_1 & A_1A_2 & A_2A_2 \\ 1-s_1 & 1 & 1-s_2 \end{array}$$

Surdominance

Hypothèses : population diploïde, N individus, pas de structure spatiale.
1 locus, 2 allèles possibles : A_1 et A_2.

$$\begin{array}{ccc} A_1A_1 & A_1A_2 & A_2A_2 \\ 1-s_1 & 1 & 1-s_2 \end{array}$$

Exemples : drépanocytose, maladie de Tay-Sachs.



Fitness moyenne

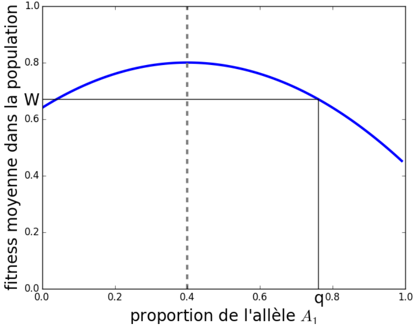
q : proportion d'allèle A_1 dans la population.
Fitness moyenne dans la population :

$$\begin{aligned}\bar{W}(q) &= 1 - s_1 q^2 - s_2(1-q)^2 \\ &= 1 - \frac{s_1 s_2}{s_1 + s_2} - (s_1 + s_2)(q - \lambda)^2\end{aligned}$$

Fitness moyenne

q : proportion d'allèle A_1 dans la population.
Fitness moyenne dans la population :

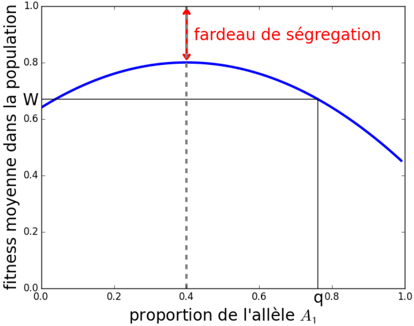
$$\begin{aligned}\bar{W}(q) &= 1 - s_1 q^2 - s_2(1-q)^2 \\ &= 1 - \frac{s_1 s_2}{s_1+s_2} - (s_1+s_2)(q-\lambda)^2\end{aligned}$$



Fitness moyenne

q : proportion d'allèle A_1 dans la population.
Fitness moyenne dans la population :

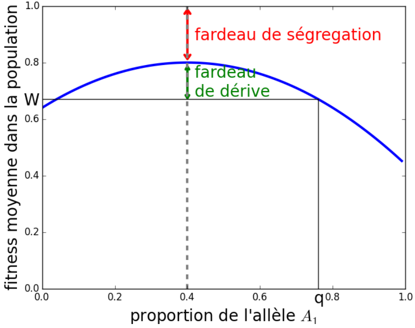
$$\bar{W}(q) = 1 - s_1 q^2 - s_2(1-q)^2$$
$$= 1 - \frac{s_1 s_2}{s_1 + s_2} - (s_1 + s_2)(q - \lambda)^2$$



Fitness moyenne

q : proportion d'allèle A_1 dans la population.
Fitness moyenne dans la population :

$$\bar{W}(q) = 1 - s_1 q^2 - s_2(1-q)^2$$
$$= 1 - \frac{s_1 s_2}{s_1 + s_2} - (s_1 + s_2)(q - \lambda)^2$$



Fardeau de dérive :

$$\Delta := (s_1 + s_2)(q - \lambda)^2.$$

Théorème (Robertson, '70)

Dans une population panmictique, avec

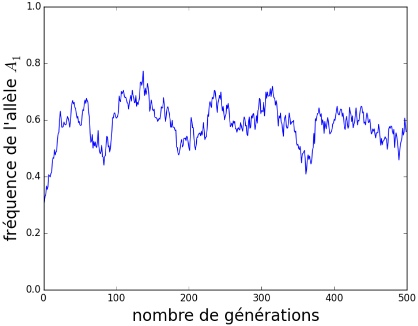
$$N \to \infty, \qquad s_1, s_2 \to 0, \qquad (s_1 + s_2)N \to \infty,$$

le fardeau de dérive est indépendant de l'intensité de la sélection. De plus

$$\mathbb{E}[\Delta] = \frac{1}{4N}.$$

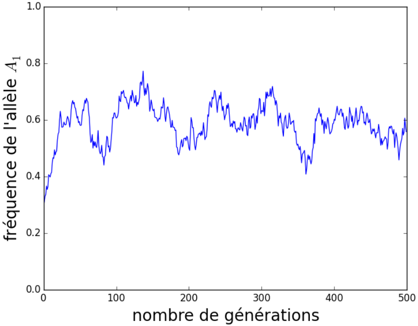
Diffusion de Wright-Fisher

$$\begin{cases} dq_t = (s_1 + s_2)q_t(1 - q_t)(\lambda - q_t)dt + \sqrt{\dfrac{1}{2N} q_t(1 - q_t)} dW_t \\ q_0 = \lambda. \end{cases}$$



Diffusion de Wright-Fisher

$$\begin{cases} dq_t = \overbrace{(s_1 + s_2)q_t(1 - q_t)(\lambda - q_t)dt}^{\text{sélection}} + \overbrace{\sqrt{\frac{1}{2N}}q_t(1 - q_t)dW_t}^{\text{dérive}} \\ q_0 = \lambda. \end{cases}$$



Diffusion de Wright-Fisher

$$\begin{cases} dq_t = (s_1 + s_2)q_t(1 - q_t)(\lambda - q_t)dt + \sqrt{\dfrac{1}{2N}q_t(1 - q_t)}dW_t \\ q_0 = \lambda. \end{cases}$$

Théorème (F. M. Norman, '74-'75)

Sous les hypothèses

$$N \to \infty, \qquad s_1, s_2 \to 0, \qquad (s_1 + s_2)N \to \infty,$$

lorsque N et t tendent vers $+\infty$,

$$q_t \to \lambda, \qquad ((s_1 + s_2)N)^{1/2}(q_t - \lambda) \to \mathcal{N}(0, 1/4).$$

Équation linéarisée

$$dq_t = (s_1 + s_2) q_t (1 - q_t)(\lambda - q_t) dt + \sqrt{\frac{1}{2N} q_t (1 - q_t)} dW_t$$

Équation linéarisée

$$dq_t = (s_1 + s_2) q_t (1 - q_t)(\lambda - q_t) dt + \sqrt{\frac{1}{2N} q_t (1 - q_t)} dW_t$$

$$= -(s_1 + s_2) \lambda(1 - \lambda)(q_t - \lambda) dt + \sqrt{\frac{1}{2N} \lambda(1 - \lambda)} dW_t + \mathcal{O}\left((q_t - \lambda)^2\right)$$

Équation linéarisée

$$
\begin{aligned}
dq_t &= (s_1+s_2)q_t(1-q_t)(\lambda-q_t)dt + \sqrt{\frac{1}{2N}q_t(1-q_t)}dW_t \\
&= -(s_1+s_2)\lambda(1-\lambda)(q_t-\lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N}\lambda(1-\lambda)}dW_t + \mathcal{O}\left((q_t-\lambda)^2\right)
\end{aligned}
$$

$(q_t-\lambda)$ est un processus d'Ornstein-Uhlenbeck. Sa loi stationnaire est $\mathcal{N}(0,\sigma^2)$, avec

$$
\sigma^2 = \frac{\frac{1}{2N}\lambda(1-\lambda)}{2(s_1+s_2)\lambda(1-\lambda)}
$$

Équation linéarisée

$$
\begin{aligned}
dq_t &= (s_1+s_2)q_t(1-q_t)(\lambda-q_t)dt + \sqrt{\frac{1}{2N}q_t(1-q_t)}dW_t \\
&= -(s_1+s_2)\lambda(1-\lambda)(q_t-\lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N}\lambda(1-\lambda)}dW_t + \mathcal{O}\left((q_t-\lambda)^2\right)
\end{aligned}
$$

$(q_t-\lambda)$ est un processus d'Ornstein-Uhlenbeck. Sa loi stationnaire est $\mathcal{N}(0,\sigma^2)$, avec

$$
\sigma^2 = \frac{\frac{1}{2N}\lambda(1-\lambda)}{2(s_1+s_2)\lambda(1-\lambda)} = \frac{1}{4N(s_1+s_2)}
$$

Équation linéarisée

$$dq_t = (s_1 + s_2) q_t (1 - q_t)(\lambda - q_t) dt + \sqrt{\frac{1}{2N} q_t (1 - q_t)} dW_t$$
$$= -(s_1 + s_2)\lambda(1 - \lambda)(q_t - \lambda) dt + \sqrt{\frac{1}{2N}\lambda(1 - \lambda)} dW_t + \mathcal{O}\left((q_t - \lambda)^2\right)$$

$(q_t - \lambda)$ est un processus d'Ornstein-Uhlenbeck. Sa loi stationnaire est $\mathcal{N}(0, \sigma^2)$, avec

$$\sigma^2 = \frac{\frac{1}{2N}\lambda(1 - \lambda)}{2(s_1 + s_2)\lambda(1 - \lambda)} = \frac{1}{4N(s_1 + s_2)}$$

Le fardeau de dérive est donc

$$\mathbb{E}\left[\Delta\right] = (s_1 + s_2)\mathbb{E}\left[(q_t - \lambda)^2\right] = \frac{1}{4N}.$$

Ne dépend pas de l'intensité de la sélection !

Théorème (Robertson, '70)

Le fardeau de dérive est indépendant de l'intensité de la sélection.

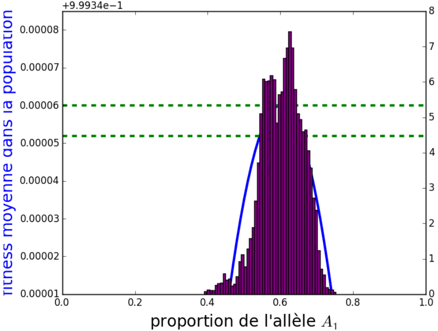
$$\mathbb{E}\left[\Delta\right] = \frac{1}{4N}.$$

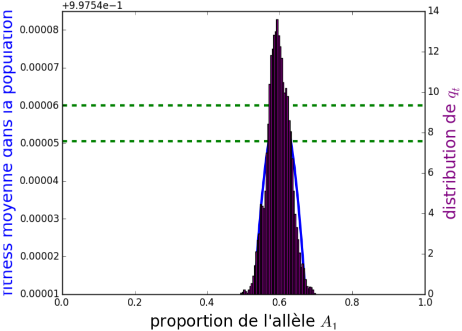
Ne dépend pas de l'intensité de la sélection !

Théorème (Robertson, '70)

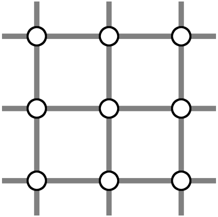
Le fardeau de dérive est indépendant de l'intensité de la sélection.

$$\mathbb{E}[\Delta] = \frac{1}{4N}.$$



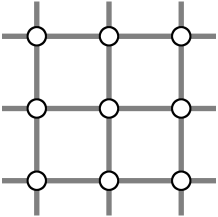


Structure spatiale



N individus par site ($2N$ copies du gène).
$\big(q_t(x), x \in \mathbb{Z}^d\big)$: proportion d'allèle A_1 pour chaque site.

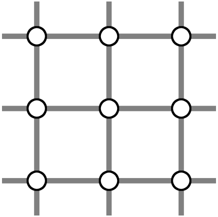
Structure spatiale



N individus par site ($2N$ copies du gène).
$\left(q_t(x), x \in \mathbb{Z}^d\right)$: proportion d'allèle A_1 pour chaque site.

Chaque copie du gène au site x de la génération $n+1$ choisi un parent parmi les copies présentes à la génération n

Structure spatiale

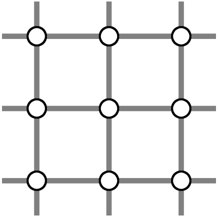


N individus par site ($2N$ copies du gène).
$\left(q_t(x), x \in \mathbb{Z}^d\right)$: proportion d'allèle A_1 pour chaque site.

Chaque copie du gène au site x de la génération $n+1$ choisi un parent parmi les copies présentes à la génération n

- avec proba m au sein des $2d$ sites voisins,

Structure spatiale

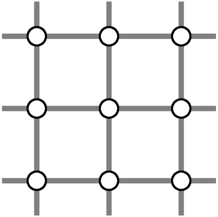


N individus par site ($2N$ copies du gène).
$\left(q_t(x), x \in \mathbb{Z}^d\right)$: proportion d'allèle A_1 pour chaque site.

Chaque copie du gène au site x de la génération $n+1$ choisi un parent parmi les copies présentes à la génération n

- avec proba m au sein des $2d$ sites voisins,
- avec proba $(1-m)\frac{q_n(x)-s_1 q_n(x)^2}{\bar{W}(q_n(x))}$ parmi les copies de type A_1 du site x,

Structure spatiale



N individus par site ($2N$ copies du gène).
$\left(q_t(x), x \in \mathbb{Z}^d\right)$: proportion d'allèle A_1 pour chaque site.

Chaque copie du gène au site x de la génération $n+1$ choisi un parent parmi les copies présentes à la génération n

- avec proba m au sein des $2d$ sites voisins,
- avec proba $(1-m)\frac{q_n(x)-s_1 q_n(x)^2}{\bar{W}(q_n(x))}$ parmi les copies de type A_1 du site x,
- avec proba $(1-m)\frac{(1-q_n(x))-s_2(1-q_n(x))^2}{\bar{W}(q_n(x))}$ parmi les copies de type A_2 du site x.

Influence de la dimension

$$\Delta = (s_1 + s_2)(q_t(x) - \lambda)^2$$

Théorème (Penington, F. '15)

Le fardeau de dérive dépend de la dimension de l'espace dans lequel la population évolue. Pour

$$N \to \infty, \qquad s_1, s_2 \to 0, \qquad (s_1 + s_2)^2 N \to \infty,$$

- *si* $d = 1$, $\mathbb{E}[\Delta] \ltimes \frac{\sqrt{s_1+s_2}}{2N}$,
- *si* $d = 2$, $\mathbb{E}[\Delta] \ltimes \frac{1}{2N}(s_1 + s_2)\,|\log(s_1 + s_2)|$,
- *si* $d \geq 3$, $\mathbb{E}[\Delta] \ltimes \frac{1}{2N}(s_1 + s_2)$.

Modèle en stepping stone

Notons

$$\overline{q}(x) = \frac{1}{2^d} \sum_{y \sim x} q(y).$$

Modèle en stepping stone

Notons

$$\overline{q}(x) = \frac{1}{2^d} \sum_{y \sim x} q(y).$$

Modèle en *stepping stone* de Kimura ('53) :

$$\begin{aligned} dq_t(x) = & \quad (s_1 + s_2) q_t(x)(1 - q_t(x))(\lambda - q_t(x)) dt \\ & + \sqrt{\frac{1}{2N} q_t(x)(1 - q_t(x))} dW_t(x). \end{aligned}$$

Modèle en stepping stone

Notons

$$\overline{q}(x) = \frac{1}{2^d} \sum_{y \sim x} q(y).$$

Modèle en *stepping stone* de Kimura ('53) :

$$dq_t(x) = m(\overline{q_t}(x) - q_t(x))dt + (s_1 + s_2)q_t(x)(1 - q_t(x))(\lambda - q_t(x))dt + \sqrt{\frac{1}{2N} q_t(x)(1 - q_t(x))} dW_t(x).$$

Modèle en stepping stone

Notons

$$\overline{q}(x) = \frac{1}{2^d} \sum_{y \sim x} q(y).$$

Modèle en *stepping stone* de Kimura ('53) :

$$dq_t(x) = m(\overline{q_t}(x) - q_t(x))dt + (s_1 + s_2)q_t(x)(1 - q_t(x))(\lambda - q_t(x))dt \\ + \sqrt{\frac{1}{2N} q_t(x)(1 - q_t(x))} dW_t(x).$$

Les mouvements Browniens $W_t(x), x \in \mathbb{Z}^d$ sont indépendants les uns des autres.

Résolution de l'équation linéarisée

$$dq_t = m(\overline{q_t} - q_t)dt - (s_1 + s_2)q_t(1 - q_t)(q_t - \lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N}q_t(1 - q_t)}dW_t$$

Résolution de l'équation linéarisée

$$
\begin{aligned}
dq_t &= m(\overline{q_t} - q_t)dt - (s_1 + s_2)q_t(1 - q_t)(q_t - \lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N} q_t(1 - q_t)} dW_t \\
&= m(\overline{q_t} - q_t)dt - (s_1 + s_2)\lambda(1 - \lambda)(q_t - \lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N} \lambda(1 - \lambda)} dW_t
\end{aligned}
$$

Résolution de l'équation linéarisée

$$
\begin{aligned}
dq_t &= m(\overline{q_t} - q_t)dt - (s_1 + s_2)q_t(1 - q_t)(q_t - \lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N} q_t(1-q_t)}dW_t \\
&= m(\overline{q_t} - q_t)dt - (s_1 + s_2)\lambda(1 - \lambda)(q_t - \lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N} \lambda(1-\lambda)}dW_t \\
&= (\overline{q_t} - q_t)dt - (s_1 + s_2)(q_t - \lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N}}dW_t
\end{aligned}
$$

Résolution de l'équation linéarisée

$$
\begin{aligned}
dq_t &= m(\overline{q_t} - q_t)dt - (s_1+s_2)q_t(1-q_t)(q_t-\lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N}q_t(1-q_t)}dW_t \\
&= m(\overline{q_t} - q_t)dt - (s_1+s_2)\lambda(1-\lambda)(q_t-\lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N}\lambda(1-\lambda)}dW_t \\
&= (\overline{q_t} - q_t)dt - (s_1+s_2)(q_t-\lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N}}dW_t
\end{aligned}
$$

Posons $g_t(x) = \mathbb{P}\left(X_t = x \mid X_0 = 0\right)$, où $(X_t)_{t\geq 0}$ est une marche aléatoire simple sur $\mathbb{Z}^d$. Alors

$$
q_t(x) - \lambda = \sqrt{\frac{1}{2N}} \int_0^t e^{-(s_1+s_2)(t-s)} \sum_{y\in\mathbb{Z}^d} g_{t-s}(y-x)dW_s(y).
$$

$$
\begin{aligned}
dq_t &= m(\overline{q_t} - q_t)dt - (s_1 + s_2)q_t(1 - q_t)(q_t - \lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N} q_t(1 - q_t)} dW_t \\
&= m(\overline{q_t} - q_t)dt - (s_1 + s_2)\lambda(1 - \lambda)(q_t - \lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N}\lambda(1 - \lambda)} dW_t \\
&= (\overline{q_t} - q_t)dt - (s_1 + s_2)(q_t - \lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N}} dW_t
\end{aligned}
$$

Posons $g_t(x) = \mathbb{P}\left(X_t = x \mid X_0 = 0\right)$, où $(X_t)_{t \geq 0}$ est une marche aléatoire simple sur $\mathbb{Z}^d$. Alors

$$
q_t(x) - \lambda = \sqrt{\frac{1}{2N}} \int_0^t e^{-(s_1+s_2)(t-s)} \sum_{y \in \mathbb{Z}^d} g_{t-s}(y - x) dW_s(y).
$$

Résolution de l'équation linéarisée

$$
\begin{aligned}
dq_t &= m(\overline{q_t} - q_t)dt - (s_1 + s_2)q_t(1 - q_t)(q_t - \lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N} q_t(1 - q_t)}dW_t \\
&= m(\overline{q_t} - q_t)dt - (s_1 + s_2)\lambda(1 - \lambda)(q_t - \lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N}\lambda(1 - \lambda)}dW_t \\
&= (\overline{q_t} - q_t)dt - (s_1 + s_2)(q_t - \lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N}}dW_t
\end{aligned}
$$

Posons $g_t(x) = \mathbb{P}\left(X_t = x \mid X_0 = 0\right)$, où $(X_t)_{t\geq 0}$ est une marche aléatoire simple sur $\mathbb{Z}^d$. Alors

$$
q_t(x) - \lambda = \sqrt{\frac{1}{2N}} \int_0^t e^{-(s_1+s_2)(t-s)} \sum_{y\in\mathbb{Z}^d} g_{t-s}(y - x)dW_s(y).
$$

Résolution de l'équation linéarisée

$$
\begin{aligned}
dq_t &= m(\overline{q_t} - q_t)dt - (s_1 + s_2)q_t(1 - q_t)(q_t - \lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N} q_t(1 - q_t)}dW_t \\
&= m(\overline{q_t} - q_t)dt - (s_1 + s_2)\lambda(1 - \lambda)(q_t - \lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N}\lambda(1 - \lambda)}dW_t \\
&= (\overline{q_t} - q_t)dt - (s_1 + s_2)(q_t - \lambda)dt + \sqrt{\frac{1}{2N}}dW_t
\end{aligned}
$$

Posons $g_t(x) = \mathbb{P}\left(X_t = x \mid X_0 = 0 \right)$, où $(X_t)_{t\geq 0}$ est une marche aléatoire simple sur $\mathbb{Z}^d$. Alors

$$
q_t(x) - \lambda = \sqrt{\frac{1}{2N}} \int_0^t e^{-(s_1+s_2)(t-s)} \sum_{y\in\mathbb{Z}^d} g_{t-s}(y - x)dW_s(y).
$$

Loi stationnaire de q_t

$$q_t - \lambda = \sqrt{\frac{1}{2N}} \int_0^t e^{-(s_1+s_2)(t-s)} \sum_{y \in \mathbb{Z}^d} g_{t-s}(y-x) dW_s(y)$$

La loi stationnaire de $q_t(x)$ est donc une Gaussienne de variance

$$\sigma^2 = \frac{1}{2N} \int_0^\infty e^{-2(s_1+s_2)t} \sum_{y \in \mathbb{Z}^d} g_t(y-x)^2 dt.$$

$$q_t - \lambda = \sqrt{\frac{1}{2N}} \int_0^t e^{-(s_1+s_2)(t-s)} \sum_{y \in \mathbb{Z}^d} g_{t-s}(y-x) dW_s(y)$$

La loi stationnaire de $q_t(x)$ est donc une Gaussienne de variance

$$\sigma^2 = \frac{1}{2N} \int_0^\infty e^{-2(s_1+s_2)t} \sum_{y \in \mathbb{Z}^d} g_t(y-x)^2 dt.$$

Or

$$\begin{aligned} \sum_{x \in \mathbb{Z}^d} g_t(x)^2 &= \sum_{x \in \mathbb{Z}^d} \mathbb{P}\left(X_t = x \mid X_0 = 0\right) \mathbb{P}\left(X_t = 0 \mid X_0 = x\right) \\ &= \mathbb{P}\left(X_{2t} = 0 \mid X_0 = 0\right) = g_{2t}(0). \end{aligned}$$

Loi stationnaire de q_t

$$q_t - \lambda = \sqrt{\frac{1}{2N}} \int_0^t e^{-(s_1+s_2)(t-s)} \sum_{y \in \mathbb{Z}^d} g_{t-s}(y-x) dW_s(y)$$

La loi stationnaire de $q_t(x)$ est donc une Gaussienne de variance

$$\sigma^2 = \frac{1}{2N} \int_0^\infty e^{-2(s_1+s_2)t} \sum_{y \in \mathbb{Z}^d} g_t(y-x)^2 dt.$$

Or

$$\begin{aligned} \sum_{x \in \mathbb{Z}^d} g_t(x)^2 &= \sum_{x \in \mathbb{Z}^d} \mathbb{P}\left(X_t = x \mid X_0 = 0 \right) \mathbb{P}\left(X_t = 0 \mid X_0 = x \right) \\ &= \mathbb{P}\left(X_{2t} = 0 \mid X_0 = 0 \right) = g_{2t}(0). \end{aligned}$$

De plus, pour $t \to \infty$,

$$g_{2t}(0) \sim (4\pi t)^{-d/2}.$$

Calcul de la variance

$$\sigma^2 = \frac{1}{2N}\int_0^\infty e^{-2(s_1+s_2)t} g_{2t}(0)dt, \qquad g_{2t}(0) \sim (4\pi t)^{-d/2}$$

Pour $s_1, s_2 \to 0$,

Calcul de la variance

$$\sigma^2 = \frac{1}{2N}\int_0^\infty e^{-2(s_1+s_2)t} g_{2t}(0)dt, \qquad g_{2t}(0) \sim (4\pi t)^{-d/2}$$

Pour $s_1, s_2 \to 0$,

- Si $d \geq 3$, $\sigma^2 = \frac{1}{2N}\int_0^\infty e^{-2(s_1+s_2)t} g_{2t}(0)dt \propto \frac{1}{2N}$.

Calcul de la variance

$$\sigma^2 = \frac{1}{2N} \int_0^\infty e^{-2(s_1+s_2)t} g_{2t}(0) dt, \qquad g_{2t}(0) \sim (4\pi t)^{-d/2}$$

Pour $s_1, s_2 \to 0$,

- Si $d \geq 3$, $\sigma^2 \propto \frac{1}{2N}$.
- Si $d = 1$, $\sigma^2 = \frac{1}{2N} \int_0^\infty e^{-2t} \left(\frac{4\pi t}{s_1+s_2} \right)^{-1/2} \frac{dt}{s_1+s_2} \propto \dfrac{1}{2N\sqrt{s_1 + s_2}}$.

Calcul de la variance

$$\sigma^2 = \frac{1}{2N}\int_0^\infty e^{-2(s_1+s_2)t} g_{2t}(0)dt, \qquad g_{2t}(0) \sim (4\pi t)^{-d/2}$$

Pour $s_1, s_2 \to 0$,

- Si $d \geq 3$, $\sigma^2 \propto \frac{1}{2N}$.
- Si $d = 1$, $\sigma^2 \propto \dfrac{1}{2N\sqrt{s_1+s_2}}$.
- Si $d = 2$, $\sigma^2 = \frac{1}{2N}\int_{s_1+s_2}^{C} e^{-2t} \left(\frac{4\pi t}{s_1+s_2}\right)^{-1} \frac{dt}{s_1+s_2} \propto \frac{1}{2N}|\log(s_1+s_2)|$.

Calcul de la variance

$$\sigma^2 = \frac{1}{2N} \int_0^\infty e^{-2(s_1+s_2)t} g_{2t}(0) dt, \qquad g_{2t}(0) \sim (4\pi t)^{-d/2}$$

Pour $s_1, s_2 \to 0$,

- Si $d \geq 3$, $\sigma^2 \ltimes \frac{1}{2N}$.
- Si $d = 1$, $\sigma^2 \ltimes \dfrac{1}{2N\sqrt{s_1 + s_2}}$.
- Si $d = 2$, $\sigma^2 \ltimes \frac{1}{2N} \left|\log(s_1 + s_2)\right|$.

$$\Delta = (s_1 + s_2)(q_t(x) - \lambda)^2$$

Fardeau de dérive

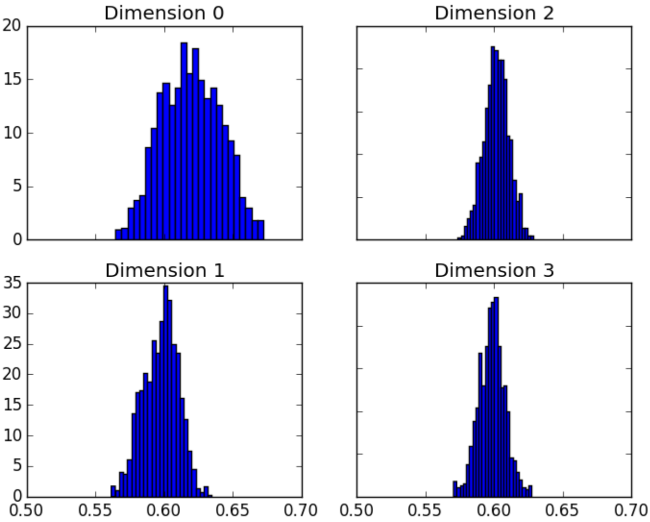
Théorème (Penington, F. '15)

Le fardeau de dérive dépend de la dimension de l'espace dans lequel la population évolue.

- *Si* $d = 1$, $\mathbb{E}\left[\Delta\right] \ltimes \frac{\sqrt{s_1+s_2}}{2N}$.
- *Si* $d = 2$, $\mathbb{E}\left[\Delta\right] \ltimes \frac{1}{2N}(s_1 + s_2)\left|\log(s_1 + s_2)\right|$.
- *Si* $d \geq 3$, $\mathbb{E}\left[\Delta\right] \ltimes \frac{1}{2N}(s_1 + s_2)$.

Le flux de gènes réduit le fardeau de dérive.

Influence de la structure spatiale



Bibliographie

[FP15] R. F. and Sarah Penington. A central limit theorem for the spatial Lambda Fleming-Viot process with selection. *arXiv preprint arXiv :1512.06163*, 2015.

[Nor74] M. Frank Norman. A central limit theorem for Markov processes that move by small steps. *The Annals of Probability*, pages 1065–1074, 1974.

[Rob70] Alan Robertson. The reduction in fitness from genetic drift at heterotic loci in small populations. *Genetical research*, 15(02) :257–259, 1970.

Graphiques réalisés avec le package Matplotlib de John D. Hunter (2007).

Merci pour votre attention !