

Evolution génétique d'une population ayant une structure spatiale

Amandine Véber

Dixième Biennale Française des Mathématiques Appliquées et
Industrielles



Merci !!

Aux organisateurs et organisatrices pour leur persévérance, patience et foi en l'importance de cet événement qui rassemble la communauté des mathématiques appliquées.

Merci !!

Aux organisateurs et organisatrices pour leur persévérance, patience et foi en l'importance de cet événement qui rassemble la communauté des mathématiques appliquées.

Merci d'avance !!

La SMAI et la maison d'édition EDP Sciences ont lancé **un appel à soutien financier exceptionnel pour appuyer l'ouverture en OA Diamant de leurs revues communes** sous le modèle du *Subscribe to Open*. Tous les montants aideront !

Diversité génétique et structure spatiale

Objectif : Modéliser et comprendre l'évolution de la diversité génétique d'une population ayant une structure spatiale.

~> Dimension 2 la plus pertinente pour les applications, mais les modèles sont intéressants en toute dimension.



Empreinte d'une structure spatiale

- ▶ Les interactions/reproductions requièrent que les individus soient suffisamment proches.
- ▶ Les descendants naissent dans un voisinage plus ou moins étendu de leurs parents.
- ▶ L'avantage sélectif offert par certains allèles dépend de l'environnement, qui peut varier d'une région à l'autre.

↪ Les distributions alléliques locales sont corrélées, d'une manière spécifique qui dépend de paramètres tels que la vitesse de diffusion spatiale des gènes au sein de la population.

Questions d'intérêt

- ▶ Paramètres (composés) caractérisant la diversité génétique d'une population et son évolution ?
- ▶ Patrons de corrélations entre les distributions alléliques locales à plusieurs endroits, sous différents scénarios évolutifs ? Méthodes d'inférence pour l'estimation des paramètres-clés correspondants ?
- ▶ Détection des forces évolutives en action à partir des types de données appropriés ?



Le processus Λ -Fleming-Viot spatial

(Barton & Etheridge, 2008)

Espace des allèles/types : K compact ($K = \{0, 1\}$, par exemple).

Population au temps t : Mesure M_t sur $\mathbb{R}^d \times K$ dont la marginale sur \mathbb{R}^d est la mesure de Lebesgue (densité uniforme d'indv.).

Décomposition :

$$M_t(dx, dk) = dx \rho_t(x, dk).$$

Le processus Λ -Fleming-Viot spatial

(Barton & Etheridge, 2008)

Espace des allèles/types : K compact ($K = \{0, 1\}$, par exemple).

Population au temps t : Mesure M_t sur $\mathbb{R}^d \times K$ dont la marginale sur \mathbb{R}^d est la mesure de Lebesgue (densité uniforme d'indv.).

Décomposition :

$$M_t(dx, dk) = dx \rho_t(x, dk).$$

Evolution : μ une mesure σ -finie sur \mathbb{R}_+^* , $\{\nu_r, r > 0\}$ un ensemble de probabilités sur $[0, 1]$. Soit Π un processus ponctuel de Poisson sur $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^d \times \mathbb{R}_+^* \times [0, 1]$ de mesure d'intensité $dt \otimes dx \otimes \mu(dr) \nu_r(du)$.

Le processus Λ -Fleming-Viot spatial

(Barton & Etheridge, 2008)

Espace des allèles/types : K compact ($K = \{0, 1\}$, par exemple).

Population au temps t : Mesure M_t sur $\mathbb{R}^d \times K$ dont la marginale sur \mathbb{R}^d est la mesure de Lebesgue (densité uniforme d'indv.).

Décomposition :

$$M_t(dx, dk) = dx \rho_t(x, dk).$$

Evolution : μ une mesure σ -finie sur \mathbb{R}_+^* , $\{\nu_r, r > 0\}$ un ensemble de probabilités sur $[0, 1]$. Soit Π un processus ponctuel de Poisson sur $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^d \times \mathbb{R}_+^* \times [0, 1]$ de mesure d'intensité $dt \otimes dx \otimes \mu(dr) \nu_r(du)$.

Si $(t, x, r, u) \in \Pi$, au temps t et dans $B(x, r)$:

- ▶ On choisit un allèle parental κ suivant la distribution des allèles au temps $t-$ dans $B(x, r)$;
- ▶ Pour tout $y \in B(x, r)$, $\rho_t(y, dk) = (1 - u)\rho_{t-}(y, dk) + u\delta_\kappa(dk)$.

Quelques remarques

Existence/unicité :

- ▶ Initialement obtenue dans Barton et al. (2010) via une méthode analytique due à Evans (1997),
- ▶ puis via une construction particulière (V. & Wakolbinger, 2015 ; Etheridge & Kurtz, “2018”).

Condition suffisante :

$$\int_0^\infty \int_0^1 ur^d \nu_r(du) \mu(dr) < \infty.$$

Espace d'états : \mathcal{M}_λ , muni de la topologie de la convergence vague (qui en fait un espace compact).

Quelques remarques

Existence/unicité :

- ▶ Initialement obtenue dans Barton et al. (2010) via une méthode analytique due à Evans (1997),
- ▶ puis via une construction particulière (V. & Wakolbinger, 2015 ; Etheridge & Kurtz, “2018”).

Condition suffisante :

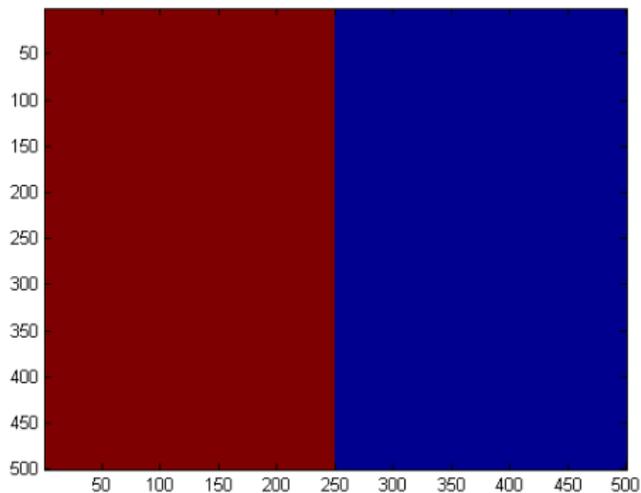
$$\int_0^\infty \int_0^1 ur^d \nu_r(du) \mu(dr) < \infty.$$

Espace d'états : \mathcal{M}_λ , muni de la topologie de la convergence vague (qui en fait un espace compact).

Un cadre très flexible : remplacements gaussiens, possibilité d'ajouter de la sélection naturelle, recombinaison, un environnement inhomogène, ...

Simulations en deux dimensions

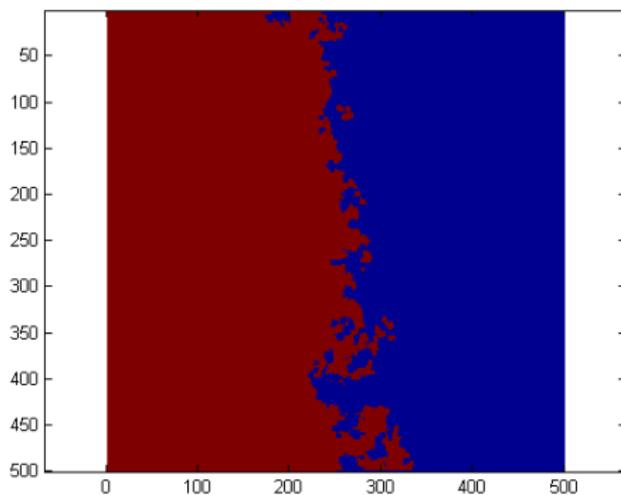
Configuration initiale :



Simulations de H. Saadi. Rayon fixé, $u \equiv 1$.

Simulations en deux dimensions

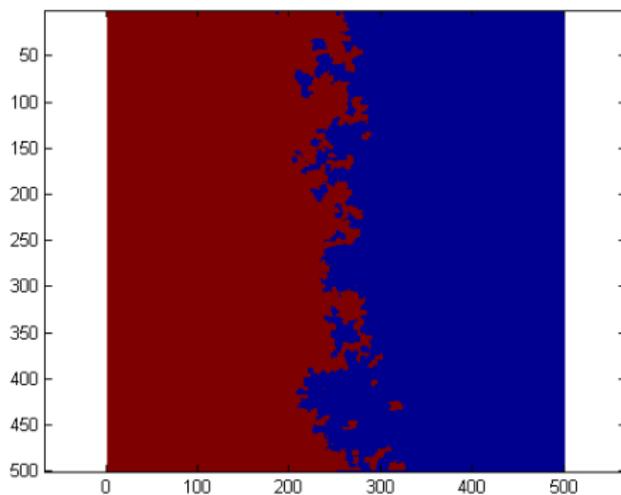
Après $2 \cdot 10^6$ événements :



Simulations de H. Saadi. Rayon fixé, $u \equiv 1$.

Simulations en deux dimensions

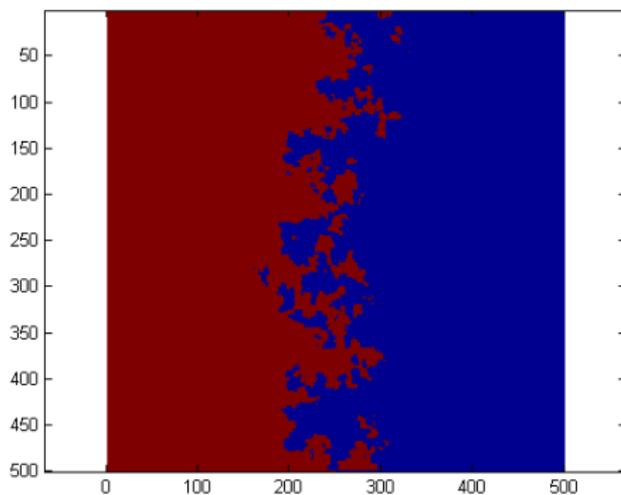
Après $3 \cdot 10^6$ événements :



Simulations de H. Saadi. Rayon fixé, $u \equiv 1$.

Simulations en deux dimensions

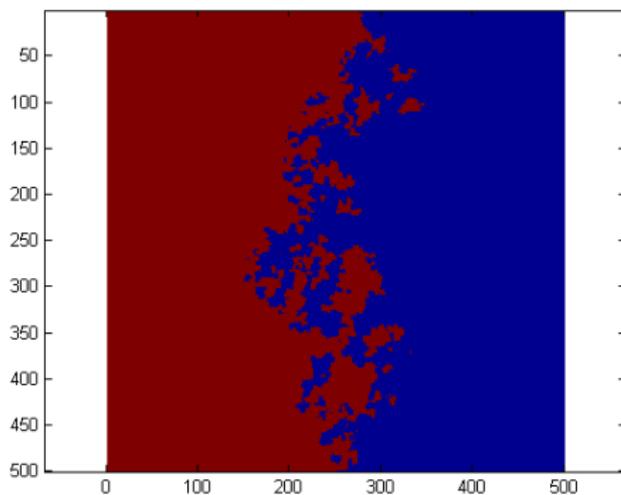
Après $4 \cdot 10^6$ événements :



Simulations de H. Saadi. Rayon fixé, $u \equiv 1$.

Simulations en deux dimensions

Après $5 \cdot 10^6$ événements :



Simulations de H. Saadi. Rayon fixé, $u \equiv 1$.

Généalogies et dualité

- ▶ On retrace l'origine des allèles observés dans un échantillon de j individus \rightsquigarrow processus "généalogique".
- ▶ $(\{\xi_s^1, \dots, \xi_s^{N_s}\})_{s \geq 0}$ système de processus de saut symétriques corrélés, qui fusionnent lorsqu'ils sont affectés par le même événement.
- ▶ Taux de saut d'une lignée ancestrale (actuellement en 0) :

$$\int_{\mathbb{R}^d} \int_0^\infty \int_0^1 \mathbf{1}_{B(x,r)}(0) u \nu_r(du) \mu(dr) dx = \int_0^\infty \int_0^1 u V_r \nu_r(du) \mu(dr) < \infty.$$

Généalogies et dualité

- ▶ On retrace l'origine des allèles observés dans un échantillon de j individus \rightsquigarrow processus "généalogique".
- ▶ $(\{\xi_s^1, \dots, \xi_s^{N_s}\})_{s \geq 0}$ système de processus de saut symétriques corrélés, qui fusionnent lorsqu'ils sont affectés par le même événement.
- ▶ Taux de saut d'une lignée ancestrale (actuellement en 0) :

$$\int_{\mathbb{R}^d} \int_0^\infty \int_0^1 \mathbf{1}_{B(x,r)}(0) u \nu_r(du) \mu(dr) dx = \int_0^\infty \int_0^1 u V_r \nu_r(du) \mu(dr) < \infty.$$

- ▶ Si $K = \{0, 1\}$ et $w_t(x) := \rho_t(x, \{1\})$: pour tout $\psi \in C_c((\mathbb{R}^d)^j)$,

$$\begin{aligned} \mathbb{E}_{w_0} \left[\int_{(\mathbb{R}^d)^j} \psi(x_1, \dots, x_j) \left\{ \prod_{i=1}^j w_t(x_i) \right\} dx_1 \cdots dx_j \right] \\ = \int_{(\mathbb{R}^d)^j} \psi(x_1, \dots, x_j) \mathbf{E}_{\{x_1, \dots, x_j\}} \left[\prod_{i=1}^{N_t} w_0(\xi_t^i) \right] dx_1 \cdots dx_j. \end{aligned}$$

Evolution à long terme à une interface

(Berestycki, Etheridge & V., 2013)

Espace géographique : \mathbb{R}^d Espace des allèles : $\{0, 1\}$

► Cas 1 : Rayons constants

On fixe $R > 0$ et $u \in (0, 1]$. Tous les év. ont rayon R et impact u .

↪ Les reproductions sont purement locales.

Evolution à long terme à une interface

(Berestycki, Etheridge & V., 2013)

Espace géographique : \mathbb{R}^d Espace des allèles : $\{0, 1\}$

► Cas 1 : Rayons constants

On fixe $R > 0$ et $u \in (0, 1]$. Tous les év. ont rayon R et impact u .

↪ Les reproductions sont purement locales.

► Cas 2 : Rayons à queue lourde

On fixe $\alpha \in (1, 2)$ et $u \in (0, 1]$. Mesure d'intensité sur les rayons donnée par

$$\mu(dr) = \frac{\mathbf{1}_{\{r>1\}}}{r^{d+\alpha+1}} dr.$$

↪ Permet l'occurrence d'événements rares mais très étendus.

↪ Les lignées ancestrales se comportent comme des processus α -stables.

Echelles de temps et d'espace

- ▶ Cas 1 : Rayons et impacts constants
- ▶ Cas 2 : Impact constant, intensité $r^{-(d+\alpha+1)}$ dr pour les rayons.

On pose $\alpha = 2$ dans le cas 1 et pour tout $n \geq 1$,

$$w_t^n(x) := w_{nt}(n^{1/\alpha}x).$$

Echelles de temps et d'espace

- ▶ Cas 1 : Rayons et impacts constants
- ▶ Cas 2 : Impact constant, intensité $r^{-(d+\alpha+1)} dr$ pour les rayons.

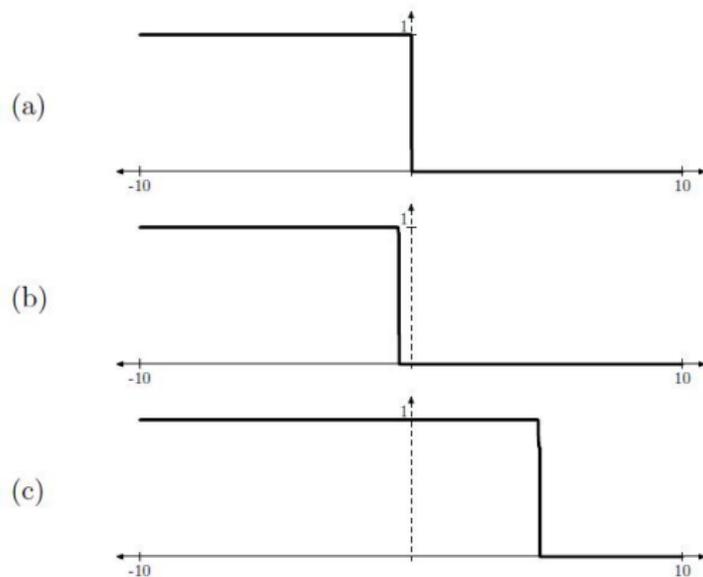
On pose $\alpha = 2$ dans le cas 1 et pour tout $n \geq 1$,

$$w_t^n(x) := w_{nt}(n^{1/\alpha}x).$$

Condition initiale : $w_0(x) = \mathbf{1}_H(x)$, où $H = \{x_{(1)} \leq 0\}$.

Questions : Comment w_t^n se comporte-t-il lorsque n est grand ?
Largeur de l'interface ? Patrons de diversité génétique qui en résultent ?

Reproductions purement locales, $d = 1$



$u = 0.8$, $r = 0.033$ et $n = 10^3$. Condition initiale, après 10^5 événements, après 10^7 événements.
(Simulations par J. Kelleher, Oxford Univ.)

C'est-à-dire...

Théorème 1 (Berestycki, Etheridge & V., 2013)

- ▶ Il existe un processus $(M_t^{(2)}, t \geq 0)$, à valeurs dans \mathcal{M}_λ , tel que

$$M^n \xrightarrow{(f.d.)} M^{(2)} \quad \text{lorsque } n \rightarrow \infty.$$

- ▶ En outre, il existe $\tilde{\sigma}^2 > 0$ tel que, si X est un mouvement brownien standard et

$$p_t^{(2)}(x) := \mathbf{P}_x[X_{u\tilde{\sigma}^2 t} \in H], \text{ alors}$$

C'est-à-dire...

Théorème 1 (Berestycki, Etheridge & V., 2013)

- ▶ Il existe un processus $(M_t^{(2)}, t \geq 0)$, à valeurs dans \mathcal{M}_λ , tel que

$$M^n \xrightarrow{(f.d.)} M^{(2)} \quad \text{lorsque } n \rightarrow \infty.$$

- ▶ En outre, il existe $\tilde{\sigma}^2 > 0$ tel que, si X est un mouvement brownien standard et

$$p_t^{(2)}(x) := \mathbf{P}_x[X_{u\tilde{\sigma}^2 t} \in H], \text{ alors}$$

- ↪ Si $d = 1$: pour tout $t > 0$, $w_t^{(2)}$ est un champ aléatoire de variables de Bernoulli corrélées satisfaisant

$$\mathbb{E}[w_t^{(2)}(x)] = p_t^{(2)}(x).$$

C'est-à-dire...

Théorème 1 (Berestycki, Etheridge & V., 2013)

- ▶ Il existe un processus $(M_t^{(2)}, t \geq 0)$, à valeurs dans \mathcal{M}_λ , tel que

$$M^n \xrightarrow{(f.d.)} M^{(2)} \quad \text{lorsque } n \rightarrow \infty.$$

- ▶ En outre, il existe $\tilde{\sigma}^2 > 0$ tel que, si X est un mouvement brownien standard et

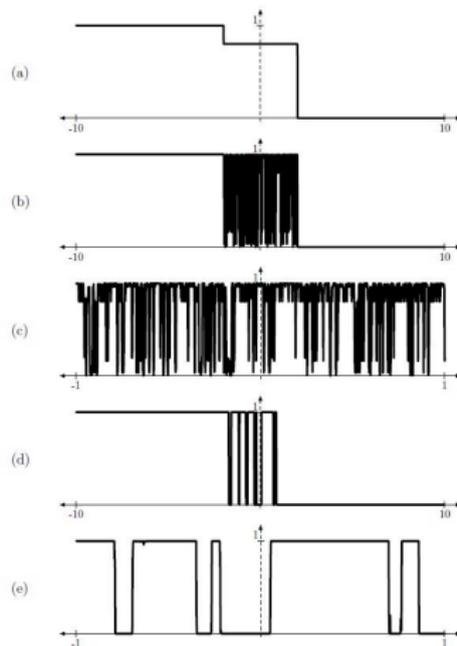
$$p_t^{(2)}(x) := \mathbf{P}_x[X_{u\tilde{\sigma}^2 t} \in H], \text{ alors}$$

- ↪ Si $d = 1$: pour tout $t > 0$, $w_t^{(2)}$ est un champ aléatoire de variables de Bernoulli corrélées satisfaisant

$$\mathbb{E}[w_t^{(2)}(x)] = p_t^{(2)}(x).$$

- ↪ Si $d \geq 2$: pour tout $t \geq 0$, $w_t^{(2)}(x) = p_t^{(2)}(x)$ Lebesgue-p.p.

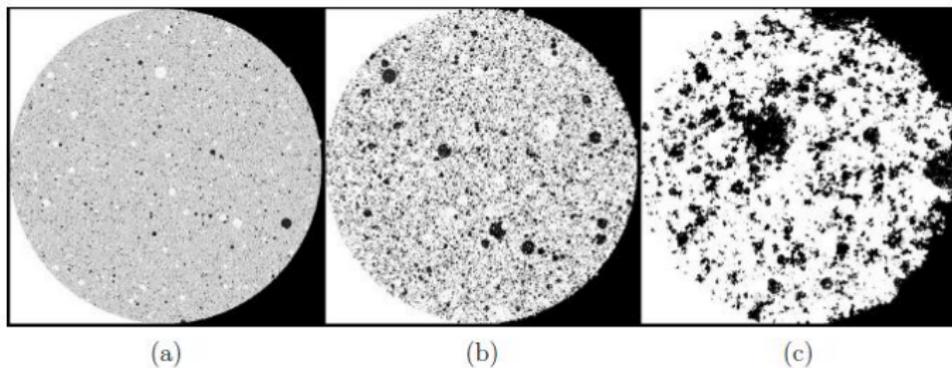
En présence de catastrophes, $d = 1$



$u = 0.8$, $\alpha = 1.3$ et $n = 10^4$ (Simulations par J. Kelleher).

(a) Condition initiale, (b-c) après 100 événements, (d-e) après 10^6 événements.

En présence de catastrophes, $d = 2$



$u = 0.8$, $\alpha = 1.3$ et $n = 10^3$. Après 10^5 , 10^6 et 10^7 événements.
(Simulations par J. Kelleher)

Comportement asymptotique en présence de grands événements

Théorème 2 (Berestycki, Etheridge & V., 2013)

- ▶ Il existe un processus $(M_t^{(\alpha)}, t \geq 0)$, à valeurs dans \mathcal{M}_λ , tel que

$$M^n \xrightarrow{(f.d.)} M^{(\alpha)} \quad \text{lorsque } n \rightarrow \infty.$$

- ▶ En outre, il existe un processus symétrique α -stable $X^{(\alpha)}$ tel que, si

$$p_t^{(\alpha)}(x) := \mathbf{P}_x[X_{ut}^{(\alpha)} \in H],$$

alors *en toute dimension*, pour tout $t > 0$, $w_t^{(\alpha)}$ est un champ aléatoire de variables de Bernoulli corrélées satisfaisant

$$\mathbb{E}[w_t^{(\alpha)}(x)] = p_t^{(\alpha)}(x).$$

Conclusions

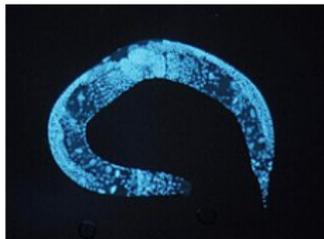
- ▶ **Pas de coexistence locale d'allèles** sauf si $d \geq 2$ et les reproductions sont purement locales.
- ▶ Les corrélations entre les fréquences d'allèles locales sont caractérisées par le processus généalogique.

Longueur de corrélation :

- ▶ \sqrt{n} dans le cas des rayons constants (ou bornés),
- ▶ $n^{1/\alpha}$ dans le cas des rayons à queue lourde.

↪ Des événements rares mais massifs d'extinction et recolonisation peuvent avoir un impact significatif sur la diversité génétique d'une population.

Un exemple de clustering spatial - *C. elegans* dans la nature (M.-A. Félix & H. Teotonio - ENS)

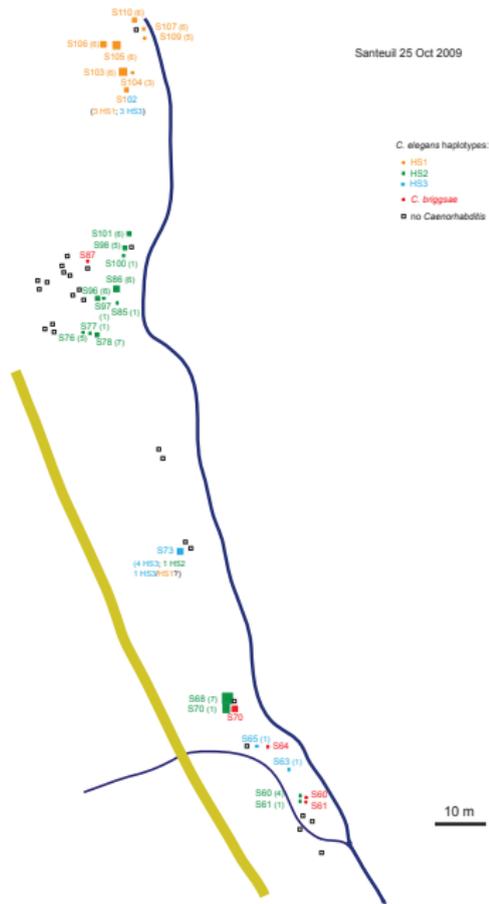


- ▶ Un cycle de vie complexe, avec une phase de *diapause* optionnelle pendant laquelle ils se déplacent mais ne mangent ou se reproduisent pas.
- ▶ Dynamiques de pop. locales en “boom and bust” :
 - ▶ Apparition d’une source de nourriture \rightsquigarrow croissance exponentielle
 - ▶ Déplétion de la ressource \rightsquigarrow transition vers l’état de *diapause*
- ▶ Migration possible via des mouvements individuels (lents) ou de l’autostop en groupe (~ 10 individus, pouvant se déplacer de plusieurs mètres accrochés à un escargot ou un isopode).

(Richaud et al., 2018)

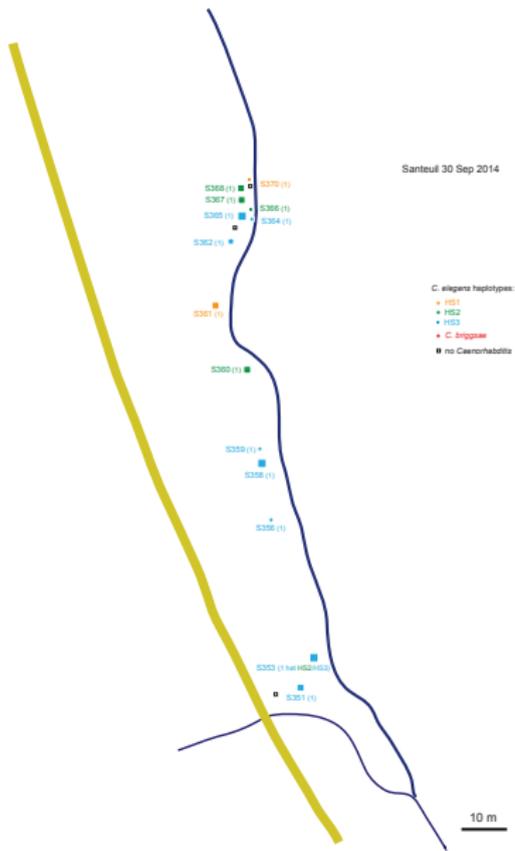
Lieu d'échantillonnage : Santeuil
(région parisienne)

Type de données : Haplotypes de
C. elegans (orange, vert, bleu) +
C. briggsae (rouge)



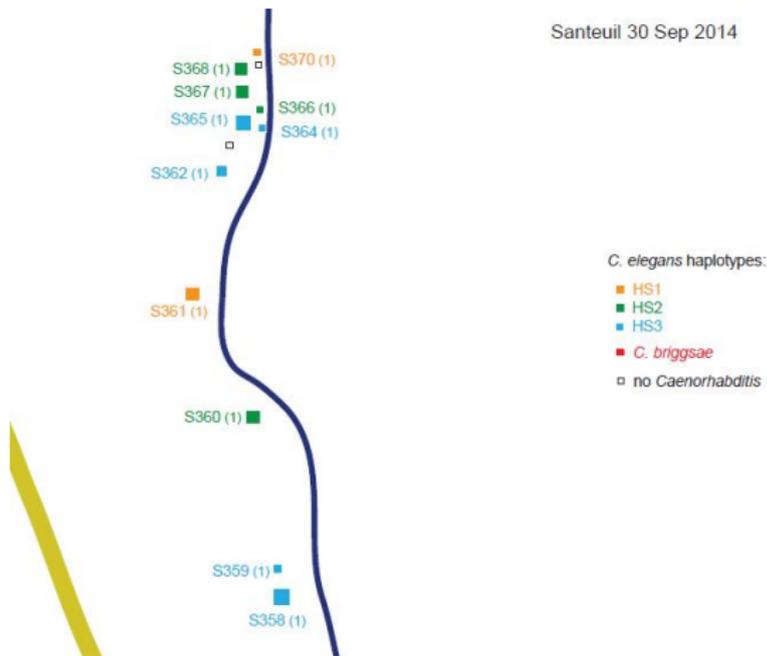
Pourquoi vous pourriez douter

- ▶ Pour un nématode de 1mm, une bande de 10m de large n'est pas vraiment unidimensionnelle...
- ▶ Tout ce qu'on peut en conclure, c'est qu'un modèle neutre est compatible avec ce type de ségrégation spatiale, mais peut-être (voire presque sûrement...) les individus sont en compétition pour la nourriture ou d'autres ressources.
~> Peut-être pas assez forte pour laisser une trace après seulement une demi-saison ? ou ne fait que renforcer le patron de ségrégation "neutre" ?
- ▶ Un ou deux échantillonnages par an et je n'ai montré que le plus extrême.



(Richaud et al., 2018) - Autre échantillonnage

Santeuil 30 Sep 2014



- ▶ Peut-on parler de clustering avec de si petites tailles locales d'échantillon ?
- ▶ Comparaison *quantitative* entre les observations et les prédictions ?

Effet d'une faible pression de sélection

On biaise le choix du parent en donnant un léger avantage reproductif aux individus d'allèle 0 par rapport aux individus d'allèle 1.

Effet d'une faible pression de sélection

On biaise le choix du parent en donnant un léger avantage reproductif aux individus d'allèle 0 par rapport aux individus d'allèle 1.

► **Une manière de faire :**

$\rightsquigarrow \Pi^N$ PPP sur $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^d \times \mathbb{R}_+^* \times [0, 1]$ d'intensité $dt \otimes dx \otimes \mu(dr)\nu_r(du)$.

Mise à jour locale des fréquences d'allèles : on tire κ suivant la distr. allélique dans la région de l'év., puis $\forall y \in B(x_i, r_i)$,

$$w_{t_i}(y) = (1 - u_i)w_{t_i-}(y) + u_i \mathbf{1}_{\{\kappa=1\}}.$$

$\rightsquigarrow \Pi^S$ PPP sur $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^d \times \mathbb{R}_+^* \times [0, 1]$, indép. de Π^N et d'intensité $s' dt \otimes dx \otimes \mu(dr)\nu_r(du)$. Cette fois, on tire 2 allèles κ, κ' indép. et suivant la distr. allélique dans la région de l'év., puis $\forall y \in B(x_i, r_i)$,

$$w_{t_i}(y) = (1 - u_i)w_{t_i-}(y) + u_i \mathbf{1}_{\{\kappa=\kappa'=1\}}.$$

Effet d'une faible pression de sélection

On biaise le choix du parent en donnant un léger avantage reproductif aux individus d'allèle 0 par rapport aux individus d'allèle 1.

► **Une manière de faire :**

$\rightsquigarrow \Pi^N$ PPP sur $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^d \times \mathbb{R}_+^* \times [0, 1]$ d'intensité $dt \otimes dx \otimes \mu(dr)\nu_r(du)$.
Mise à jour locale des fréquences d'allèles : on tire κ suivant la distr. allélique dans la région de l'év., puis $\forall y \in B(x_i, r_i)$,

$$w_{t_i}(y) = (1 - u_i)w_{t_i-}(y) + u_i \mathbf{1}_{\{\kappa=1\}}.$$

$\rightsquigarrow \Pi^S$ PPP sur $\mathbb{R} \times \mathbb{R}^d \times \mathbb{R}_+^* \times [0, 1]$, indép. de Π^N et d'intensité $s' dt \otimes dx \otimes \mu(dr)\nu_r(du)$. Cette fois, on tire 2 allèles κ, κ' indép. et suivant la distr. allélique dans la région de l'év., puis $\forall y \in B(x_i, r_i)$,

$$w_{t_i}(y) = (1 - u_i)w_{t_i-}(y) + u_i \mathbf{1}_{\{\kappa=\kappa'=1\}}.$$

► **Processus dual d'ancêtres *potentiels***, où les lignées ancestrales peuvent aussi brancher durant les événements de Π^S .

Sélection faible et forte densité de population

(Etheridge, V. & Yu, 2020)

$$u_n = \frac{u}{n^\gamma}, \quad s_n = \frac{s}{n^\delta}, \quad w_t^n(x) = w_{nt}(n^\beta x),$$

ou plutôt :

$$\bar{w}_t^n(x) := \frac{n^{d\beta}}{V_R} \int_{B(x, n^{-\beta} R)} w_t^n(y) dy \quad \text{et} \quad \bar{M}_t^n \text{ de "densité" } \bar{w}_t^n.$$

Sélection faible et forte densité de population

(Etheridge, V. & Yu, 2020)

$$u_n = \frac{u}{n^\gamma}, \quad s_n = \frac{s}{n^\delta}, \quad w_t^n(x) = w_{nt}(n^\beta x),$$

ou plutôt :

$$\bar{w}_t^n(x) := \frac{n^{d\beta}}{V_R} \int_{B(x, n^{-\beta}R)} w_t^n(y) dy \quad \text{et} \quad \bar{M}_t^n \text{ de "densité" } \bar{w}_t^n.$$

A nouveau, pour tout $n \in \mathbb{N}$

↪ **Cas 1** : tous les événements ont rayon $R > 0$ et impact u_n .

↪ **Cas 2** : la mesure d'intensité sur les rayons est

$$\mu(dr) = \frac{\mathbf{1}_{\{r>1\}}}{r^{d+\alpha+1}} dr, \quad \alpha \in (1, 2),$$

et l'impact u_n est fixé. (Et on prend $R = 1$ dans la déf. de $\bar{w}_t^n(x)$.)

Cas des reproductions purement locales

Théorème 3 (Etheridge et al., 2020)

$$u_n = un^{-1/3}, \quad s_n = sn^{-2/3}, \quad w_t^n(x) = w_{nt}(n^{1/3}x)$$

Si \bar{M}_0^n converge en loi vers $M_0 \in \mathcal{M}_\lambda$ lorsque $n \rightarrow \infty$, alors $(\bar{M}_t^n)_{t \geq 0}$ converge en loi dans $D_{\mathcal{M}_\lambda}[0, \infty)$ vers un processus de Markov M^∞ , de valeur initiale M_0 et caractérisé par : pour toute famille $\{w_t^\infty, t \geq 0\}$ de représentants de la densité de chaque M_t^∞ et chaque $f \in C_c^\infty(\mathbb{R}^d)$,

$$\left(\langle w_T^\infty, f \rangle - \langle w_0^\infty, f \rangle - \int_0^T \left\{ \frac{u\Gamma_R}{2} \langle w_t^\infty, \Delta f \rangle - V_{RUS} \langle w_t^\infty (1 - w_t^\infty), f \rangle \right\} dt \right)_{T \geq 0}$$

est une martingale de variation quadratique nulle si $d \geq 2$ et

$$4R^2 u^2 \int_0^T \langle w_t^\infty (1 - w_t^\infty), f^2 \rangle dt$$

si $d = 1$, où $\Gamma_R > 0$ dépend uniquement de d et R .

En présence de grands événements

Théorème 4 (Etheridge et al., 2020)

$$u_n = un^{-\frac{\alpha-1}{2\alpha-1}}, \quad s_n = sn^{-\frac{\alpha}{2\alpha-1}}, \quad w_t^n(x) = w_{nt}(n^{\frac{1}{2\alpha-1}}x)$$

Si \bar{M}_0^n converge en loi vers $M_0 \in \mathcal{M}_\lambda$ lorsque $n \rightarrow \infty$, alors $(\bar{M}_t^n)_{t \geq 0}$ converge en loi dans $D_{\mathcal{M}_\lambda}[0, \infty)$ vers un processus de Markov M^∞ , de valeur initiale M_0 et caractérisé par : pour toute famille $\{w_t^\infty, t \geq 0\}$ de représentants de la densité de chaque M_t^∞ et pour chaque $f \in C_c^\infty(\mathbb{R}^d)$,

$$\left(\langle w_T^\infty, f \rangle - \langle w_0^\infty, f \rangle - \int_0^T \left\{ Cu \langle w_t^\infty, (-\Delta)^{\alpha/2} f \rangle - \frac{V_1 u s}{\alpha} \langle w_t^\infty (1 - w_t^\infty), f \rangle \right\} dt \right)_{T \geq 0}$$

est une martingale de variation quadratique nulle si $d \geq 2$ et

$$\frac{4u^2}{\alpha - 1} \int_0^T \langle w_t^\infty (1 - w_t^\infty), f^2 \rangle dt$$

si $d = 1$, où C dépend uniquement de d .

Perspectives

- ▶ De nombreux autres régimes de paramètres ou formes de sélection (A. Etheridge, S. Penington, ...).
- ▶ Effet sur un gène neutre lié ?
- ▶ Méthode statistique pour détecter un balayage sélectif récent ?
Pour reconstruire son origine et son intensité ?
- ▶ Choisir $k \gg 1$ parents potentiels en favorisant un type particulier donne un modèle d'expansion de territoire analogue au modèle d'Eden mais en espace continu \rightsquigarrow Travaux en cours d'A. Louvet.
En particulier, une question intéressante est celle du *gene surfing* (O. Hallatschek, D.R. Nelson, A. Etheridge & F. Foutel-Rodier, ...).

Merci pour votre attention !