

Jeux évolutionnaires dans le modèle de l'île à nombre fini de colonies et évolution de la coopération

Véronique Ladret

Centre de Recherche C.H.U. Ste-Justine , Université de Montréal

**Travail effectué en collaboration avec Sabin Lessard
(Université de Montréal)**

La question de la coopération

Coopération : clé de l'évolution

Exemples:

- cellules
- gènes
- animaux et insectes sociaux :
défense, chasse collective, élevage
des petits, vigilance/prédateurs,
cris d'alarmes



La question de la coopération

Coopération : clé de l'évolution

Exemples:

- cellules
 - gènes
 - animaux et insectes sociaux :
défense, chasse collective, élevage
des petits, vigilance/prédateurs,
cris d'alarmes
- ⇒ Conflit d'intérêt entre la
performance individuelle et celle de
la communauté.



Le Dilemme du prisonnier (DP)

Dilemme du Prisonnier (Axelrod et Hamilton, 1981)

- Deux types de stratégies
 - ● Coopérateurs (C) : aident les autres en payant un certain coût
 - ● Tricheurs (D) : refusent d'aider.
- Matrice de payoff:

$$\begin{array}{c} C \\ D \end{array} \left(\begin{array}{cc} C & D \\ R & S \\ T & P \end{array} \right),$$

- Ordre des gains:

$$T > R > P > S$$

Le Dilemme du prisonnier

Théorie des jeux évolutionnaires (Maynard Smith, 1982)

- Grande population (considérée comme de taille infinie)
- Paires au hasard
- x : fréquence de C
- Gains moyens :

$$P_C = Rx + S(1 - x),$$

$$P_D = Tx + P(1 - x),$$

Le Dilemme du prisonnier

Théorie des jeux évolutionnaires (Maynard Smith, 1982)

- Grande population (considérée comme de taille infinie)
- Paires au hasard
- x : fréquence de C
- Gains moyens :

$$P_C = Rx + S(1 - x),$$

$$P_D = Tx + P(1 - x),$$

$$\Rightarrow P_C(x) < P_D(x)$$

Le Dilemme du prisonnier

- Le payoff se traduit en terme de fitness reproductif
- Fréquence des coopérateurs suit l'équation de réplication (Taylor et Jonker, 1978; Hofbauer et Sigmund, 1974):

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(P_C - \bar{P}), \\ &= x(1-x)(P_C - P_D),\end{aligned}$$

Le Dilemme du prisonnier

- Le payoff se traduit en terme de fitness reproductif
- Fréquence des coopérateurs suit l'équation de réplication (Taylor et Jonker, 1978; Hofbauer et Sigmund, 1974):

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(P_C - \bar{P}), \\ &= x(1-x)(P_C - P_D),\end{aligned}$$

⇒ Les coopérateurs finissent par s'éteindre: $x \rightarrow 0$

Le Dilemme du prisonnier

- Le payoff se traduit en terme de fitness reproductif
- Fréquence des coopérateurs suit l'équation de réplication (Taylor et Jonker, 1978; Hofbauer et Sigmund, 1974):

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(P_C - \bar{P}), \\ &= x(1-x)(P_C - P_D),\end{aligned}$$

- ⇒ Les coopérateurs finissent par s'éteindre: $x \rightarrow 0$
- ⇒ Cependant, la population aurait gagné à ce que tous les individus coopèrent (car $R > P$).

Le Dilemme du prisonnier

- Le payoff se traduit en terme de fitness reproductif
- Fréquence des coopérateurs suit l'équation de réplication (Taylor et Jonker, 1978; Hofbauer et Sigmund, 1974):

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(P_C - \bar{P}), \\ &= x(1-x)(P_C - P_D),\end{aligned}$$

- ⇒ Les coopérateurs finissent par s'éteindre: $x \rightarrow 0$
- ⇒ Cependant, la population aurait gagné à ce que tous les individus coopèrent (car $R > P$).
- ⇒ Conflit d'intérêt entre performance individuelle et performance de groupe

Le Dilemme du prisonnier itéré

- Dilemme du Prisonnier répété n fois (n rounds ou itérations).
- Deux stratégies : TFT et ALLD (réciprocité directe):

Le Dilemme du prisonnier itéré

- Dilemme du Prisonnier répété n fois (n rounds ou itérations).
- Deux stratégies : TFT et ALLD (réciprocité directe):
 - " *Tit-for-Tat*" (TFT) ou Donnant-Donnant : (C)

Le Dilemme du prisonnier itéré

- Dilemme du Prisonnier répété n fois (n rounds ou itérations).
- Deux stratégies : TFT et ALLD (réciprocité directe):
 - " *Tit-for-Tat*" (TFT) ou Donnant-Donnant : (C)

Coopère au premier round et ensuite imite la stratégie utilisée par son opposant au round précédent

Le Dilemme du prisonnier itéré

- Dilemme du Prisonnier répété n fois (n rounds ou itérations).
- Deux stratégies : TFT et ALLD (réciprocité directe):
 - " *Tit-for-Tat*" (TFT) ou Donnant-Donnant : (C)

Coopère au premier round et ensuite imite la stratégie utilisée par son opposant au round précédent

- " Allways Defect" (ALLD) : (D)

Le Dilemme du prisonnier itéré

- Dilemme du Prisonnier répété n fois (n rounds ou itérations).
- Deux stratégies : TFT et ALLD (réciprocité directe):
 - " *Tit-for-Tat*" (TFT) ou Donnant-Donnant : (C)

Coopère au premier round et ensuite imite la stratégie utilisée par son opposant au round précédent

- " Always Defect" (ALLD) : (D)

Triche à chaque itération.

Le Dilemme du prisonnier itéré

- Matrice de jeu (payoff)

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{c} TFT \\ AIID \end{array} \\ \begin{array}{c} TFT \\ AIID \end{array} & \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}, \end{array}$$

où

$$\begin{aligned} a &= Rn, & b &= S + P(n-1), \\ c &= T + P(n-1), & d &= Pn \end{aligned}$$

Le Dilemme du prisonnier itéré

- Matrice de jeu (payoff)

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{c} TFT \\ AIID \end{array} \\ \begin{array}{c} TFT \\ AIID \end{array} & \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}, \end{array}$$

où

$$\begin{aligned} a &= Rn, & b &= S + P(n-1), \\ c &= T + P(n-1), & d &= Pn \end{aligned}$$

⇒

$$P_C > P_D \Leftrightarrow x > x^* = \frac{d - b}{a - b - c + d}$$

et

$$0 < x^* < 1, \Leftrightarrow n > \frac{T - P}{R - P}$$

Le Dilemme du prisonnier itéré

- Dans le cas où $n > (T - P)/(R - P)$,
- ⇒ Le jeu devient un "jeu de coordination":

$$\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

t.q. $a > c$ et $d > b$,

- ⇒ les deux stratégies pures (TFT et ALLD) sont les meilleures réponses à elles mêmes.
- ⇒ Etat bistable : deux *stratégies évolutionnairement stables* (ESS) : (TFT et ALLD)
- ⇒ + un équilibre instable à une fréquence de TFT égale à x^* .

Le Dilemme du prisonnier itéré

Tout AllD



Tout TFT



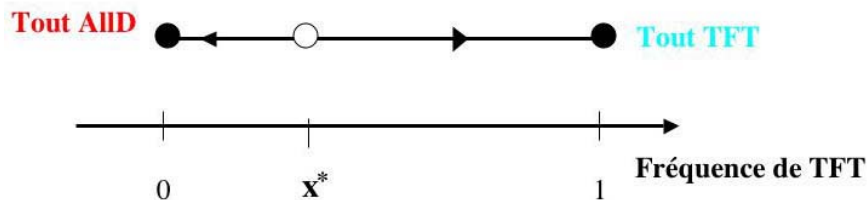
0

x^*

1

Fréquence de TFT

Le Dilemme du prisonnier itéré



- Remarque : même si $x^* \rightarrow 0$, quand $n \rightarrow \infty$: seuil à dépasser pour permettre la fixation de la coopération.

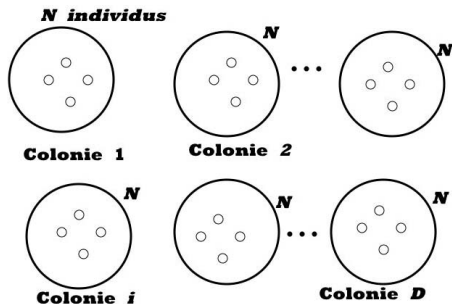
Questions

- Que se passe-t-il en population finie?
- Quel est l'effet de la structure de la population sur l'émergence de la coopération?

Jeu linéaire dans le modèle de l'île en population finie

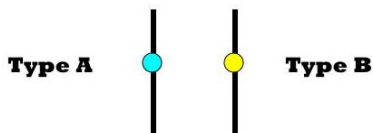
Modèle de l'île (Wright, 1931) sous sélection de type jeu linéaire

- Temps discret, générations non chevauchantes
- Population haploïde divisée en D colonies, $D \geq 3$, avec N individus (ou séquences) par colonie.



Jeu linéaire dans le modèle de l'île en population finie

- Deux types d'individus dans la population :
 - type B résident
 - type A mutant



Jeu linéaire dans le modèle de l'île en population finie

- $X_i(t)$: fréquence du type mutant A dans la colonie i au temps $t \geq 0$.

$$\mathbf{X}(t) = (X_1(t), \dots, X_D(t))$$

- Fixons $t \in \mathbb{N}$ et supposons que

$$\mathbf{X}(t) = (x_1, \dots, x_D)$$

Modèle

Le passage de la génération t à la génération $t + 1$ se fait en 4 étapes :

1. Reproduction : $(x_1, \dots, x_D) \rightsquigarrow (x_1, \dots, x_D)$

Au début de chaque génération, chaque individu produit le même très grand nombre de gamètes (enfants), traité en pratique comme étant infini

Modèle

Le passage de la génération t à la génération $t + 1$ se fait en 4 étapes :

1. **Reproduction** : $(x_1, \dots, x_D) \rightsquigarrow (x_1, \dots, x_D)$

Au début de chaque génération, chaque individu produit le même très grand nombre de gamètes (enfants), traité en pratique comme étant infini

2. **Migration** : $(x_1, \dots, x_D) \rightsquigarrow (\tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_D)$

...qui se dispersent alors indépendamment à travers les colonies. On suppose que la proportion, $m_{ij} > 0$, d'enfants de la colonie i provenant de la colonie j est de la forme

$$m_{ij} = m/(D - 1), \quad \text{pour tout } i \neq j, \quad \text{où } m > 0$$

Modèle

Le passage de la génération t à la génération $t + 1$ se fait en 4 étapes :

1. Reproduction : $(x_1, \dots, x_D) \rightsquigarrow (x_1, \dots, x_D)$

Au début de chaque génération, chaque individu produit le même très grand nombre de gamètes (enfants), traité en pratique comme étant infini

2. Migration : $(x_1, \dots, x_D) \rightsquigarrow (\tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_D)$

...qui se dispersent alors indépendamment à travers les colonies. On suppose que la proportion, $m_{ij} > 0$, d'enfants de la colonie i provenant de la colonie j est de la forme

$$m_{ij} = m/(D - 1), \quad \text{pour tout } i \neq j, \quad \text{où } m > 0$$

⇒

$$\tilde{x}_i = (1 - m)x_i + \frac{m}{D - 1} \sum_{j \neq i} x_j,$$

Modèle

3. Sélection : $(\tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_D) \rightsquigarrow (x'_1, \dots, x'_D)$

La sélection s'effectue entre les gamètes à l'intérieur de chaque colonie ("*soft selection*").

3. Sélection : $(\tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_D) \rightsquigarrow (x'_1, \dots, x'_D)$

La sélection s'effectue entre les gamètes à l'intérieur de chaque colonie ("*soft selection*").

Jeu linéaire

- Aux types A et B sont associées les stratégies \mathbf{p}_A et \mathbf{p}_B .
- interactions par paires prennent place entre les gamètes de la même colonie
- viabilité (fitness) des individus de type A et B de la colonie i :

$$f_{A,i} = 1 + s\mathbf{p}_A \cdot W\bar{\mathbf{p}}_i \quad \text{et} \quad f_{B,i} = 1 + s\mathbf{p}_B \cdot W\bar{\mathbf{p}}_i,$$

où $s > 0$: intensité de sélection, W : matrice de jeu,
 $x \cdot y$: produit scalaire de deux vecteurs x et y et

$$\bar{\mathbf{p}}_i = \tilde{x}_i\mathbf{p}_A + (1 - \tilde{x}_i)\mathbf{p}_B$$

⇒ la fréquence du type A dans la colonie i devient,

$$x'_i = \frac{\tilde{x}_i f_{A,i}}{\tilde{x}_i f_{A,i} + (1 - \tilde{x}_i) f_{B,i}},$$

pour $i = 1, \dots, D$.

4. Génération $t + 1$

La génération au temps $t + 1$ est alors obtenue en tirant uniformément au hasard N individus dans chaque colonie.

Effet de la dérive?

- Soit $Z(t)$ la fréquence du type mutant dans toute la population au temps $t \geq 0$, c'est-à-dire,

$$Z(t) = \frac{1}{D} \sum_{i=1}^D X_i(t).$$

Effet de la dérive?

- Soit $Z(t)$ la fréquence du type mutant dans toute la population au temps $t \geq 0$, c'est-à-dire,

$$Z(t) = \frac{1}{D} \sum_{i=1}^D X_i(t).$$

- On suppose qu'à $t = 0$, un unique mutant est introduit dans la population,

$$\Rightarrow Z(0) = \frac{1}{ND}$$

Effet de la dérive?

- La suite $(Z(t))_{t=0,1,\dots}$ est un processus stochastique en temps discret sur l'espace d'états $\{k/(ND), k = 0, \dots, ND\}$, à état initial $Z(0) = 1/(ND)$, à états absorbants $z = 0$ et $z = 1$, alors que tous les autres états sont transients.

Effet de la dérive?

- La suite $(Z(t))_{t=0,1,\dots}$ est un processus stochastique en temps discret sur l'espace d'états $\{k/(ND), k = 0, \dots, ND\}$, à état initial $Z(0) = 1/(ND)$, à états absorbants $z = 0$ et $z = 1$, alors que tous les autres états sont transients.
- Ce processus converge en probabilité vers une variable aléatoire $Z(\infty)$ définie comme suit

$$Z(\infty) = \begin{cases} 1 & \text{avec probabilité } p(s) \\ 0 & \text{avec probabilité } 1 - p(s). \end{cases}$$

Coefficient de fixation

- En utilisant une méthode suggérée dans Rousset (2003), on montre que p est dérivable en $s = 0$ et que le *coefficient de fixation*, $p'(0)$, s'écrit sous la forme

$$p'(0) = E_0(\alpha)(\mathbf{p}_A - \mathbf{p}_B) \cdot W(\mathbf{p}_A - \mathbf{p}_B) + E_0(\beta)(\mathbf{p}_A - \mathbf{p}_B) \cdot W\mathbf{p}_B,$$

où $E_0(\alpha)$ et $E_0(\beta)$ sont fonction des espérances, sous neutralité ($s = 0$), des temps de coalescence d'échantillons de 2 et 3 individus.

- On calcule ces temps de coalescence en utilisant le processus de saut (coalescence, migration, +évènements simultanés) de la chaîne de Markov qui retrace les configurations d'un échantillon jusqu'à l'apparition de son plus récent ancêtre commun (MRCA).

Probabilité de fixation

On obtient pour $s \leq \frac{1}{(ND)}$,

$$p(s) = \frac{1}{ND} + s \left(\left(\frac{1}{3} + \frac{\gamma}{\delta} \right) (\mathbf{p}_A - \mathbf{p}_B) \cdot W(\mathbf{p}_A - \mathbf{p}_B) + \left(1 - \frac{1}{ND} \right) (\mathbf{p}_A - \mathbf{p}_B) \cdot W\mathbf{p}_B \right) + o(s)$$

où $\frac{\gamma}{\delta}$: fonction de (N, m, D) .

Probabilité de fixation

On obtient pour $s \leq \frac{1}{(ND)}$,

$$p(s) = \frac{1}{ND} + s \left(\left(\frac{1}{3} + \frac{\gamma}{\delta} \right) (\mathbf{p}_A - \mathbf{p}_B) \cdot W(\mathbf{p}_A - \mathbf{p}_B) + \left(1 - \frac{1}{ND} \right) (\mathbf{p}_A - \mathbf{p}_B) \cdot W\mathbf{p}_B \right) + o(s),$$

où $\frac{\gamma}{\delta}$: fonction de (N, m, D) .

- Remarque : cette formule se simplifie dans les cas limites suivants: migration forte, migration faible, coalescent structuré, très grand nombre de colonies.

Remplacement de stratégies

- D'après la définition de Nowak et al. (2004), la sélection est dite **favoriser le remplacement de B par A** si la probabilité de fixation de A est strictement supérieure à sa probabilité de fixation sous neutralité, c'est-à-dire, si

$$p(s) > 1/(ND).$$

- Dans le cas contraire, on dit qu'elle **s'oppose au remplacement de B par A** si

$$p(s) < 1/(ND).$$

Loi du un-tiers

- Dans le cas d'une population panmictique pour le modèle de Moran avec deux stratégies pures $\mathbf{p}_A = (1, 0)$ et $\mathbf{p}_B = (0, 1)$ et un jeu de coordination de matrice

$$W = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix},$$

(avec $a > c$ et $d > b$), Nowak et al. (2004) ont montré que le remplacement de B par A était sélectivement avantageux pour une pression de sélection suffisamment faible si

$$x^* = \frac{d - b}{a - b - c + d} < \frac{1}{3}.$$

Loi du un-tiers

- Dans le cas d'une population panmictique pour le modèle de Moran avec deux stratégies pures $\mathbf{p}_A = (1, 0)$ et $\mathbf{p}_B = (0, 1)$ et un jeu de coordination de matrice

$$W = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix},$$

(avec $a > c$ et $d > b$), Nowak et al. (2004) ont montré que le remplacement de B par A était sélectivement avantageux pour une pression de sélection suffisamment faible si

$$x^* = \frac{d - b}{a - b - c + d} < \frac{1}{3}.$$

- Le résultat est vrai pour le modèle de Wright-Fisher (Lessard, 2005; Imhof et Nowak, 2006).

Loi du un-tiers modifiée et émergence de la coopération

- Ici, on montre que le remplacement de B par A est sélectivement favorisé, pour une pression de sélection suffisamment faible, si

$$x^* = \frac{d - b}{a - b - c + d} < \frac{E_0(\alpha)}{E_0(\beta)}. \quad (1)$$

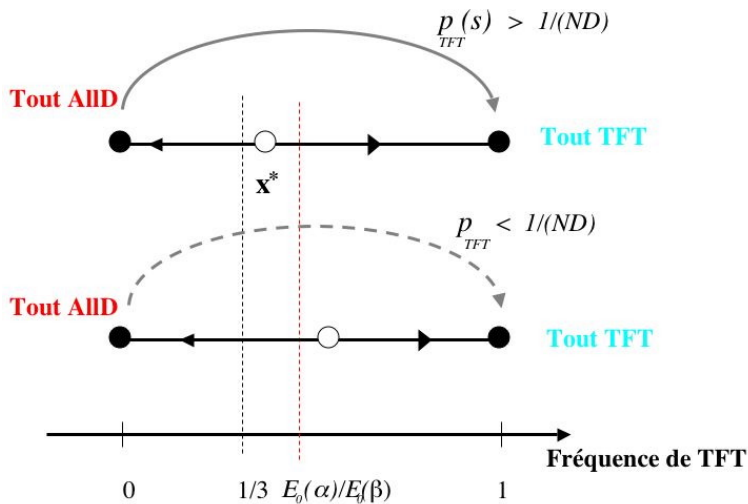
Loi du un-tiers modifiée et émergence de la coopération

- Ici, on montre que le remplacement de B par A est sélectivement favorisé, pour une pression de sélection suffisamment faible, si

$$x^* = \frac{d - b}{a - b - c + d} < \frac{E_0(\alpha)}{E_0(\beta)}. \quad (1)$$

- Le ratio $E_0(\alpha)/E_0(\beta) > 1/3$, ainsi la condition (1) est moins restrictive que le loi du *un-tiers*.

Application: émergence de la coopération



Conclusion

- En population finie, on peut expliquer que la coopération, une fois introduite dans la population, est avantagée pour se répandre si on considère un nombre d'itération suffisamment grand du Dilemme du Prisonnier.
 - La structure de la population, comme ici dans le modèle de l'île, peut faciliter l'émergence de la coopération par rapport à une population panmictique.
- ⇒ (nécessite un plus petit nombre d'itération du DP)

Coefficient de fixation

- Etant uniformément borné et convergent en probabilité, $(Z(t))_t$ converge aussi en espérance.
- ⇒ On peut donc écrire, comme suggéré dans Rousset (2003, 2004, p. 93), que

$$E[Z(\infty) - Z(0)] = \sum_{t \geq 0} E[Z(t+1) - Z(t)],$$

c'est-à-dire,

$$\rho(s) - \frac{1}{ND} = \sum_{t \geq 0} E[Z(t+1) - Z(t)].$$

On montre alors que

$$\rho'(0) = \sum_{t \geq 0} \frac{d}{ds} E[Z(t+1) - Z(t)] \Big|_{s=0}.$$

Probabilité de fixation

- Dans le cas de la sélection faible ($s = o(1)$),

$$p(s) = \frac{1}{ND} + sp'(0) + o(s).$$

Coefficient de fixation

- Dans la suite, on notera E_0 l'espérance dans le cas neutre ($s = 0$).
- On obtient

$$p'(0) = E_0(\alpha)(\mathbf{p}_A - \mathbf{p}_B) \cdot W(\mathbf{p}_A - \mathbf{p}_B) + E_0(\beta)(\mathbf{p}_A - \mathbf{p}_B) \cdot W\mathbf{p}_B,$$

où

$$\beta = (1 - m)^2 \beta_1 + 2m(1 - m)\beta_2 + m^2 \beta_3,$$

avec

$$\beta_1 = \sum_{t \geq 0} \frac{1}{D} \sum_{i=1}^D X_i(t)(1 - X_i(t)),$$

$$\beta_2 = \sum_{t \geq 0} \frac{1}{D(D-1)} \sum_{i=1}^D \sum_{j \neq i} X_i(t)(1 - X_j(t)),$$

$$\beta_3 = \sum_{t \geq 0} \frac{1}{D(D-1)^2} \sum_{i=1}^D \sum_{j, k \neq i} (1 - X_j(t))(1 - X_k(t)).$$

Coefficient de fixation

et où la v.a. α est donnée par

$$\alpha = (1 - m)^3 \alpha_1 + m(1 - m)^2 \alpha_2 + m^2(1 - m) \alpha_3 + m^3 \alpha_4, \quad (2)$$

pour des v.a. α_1 , α_2 , α_3 et α_4 définies de la manière suivante...

Coefficient de fixation

$$\alpha_1 = \sum_{t \geq 0} \frac{1}{D} \sum_{i=1}^D X_i^2(t)(1 - X_i(t)),$$

$$\alpha_2 = \lambda_D \sum_{t \geq 0} \sum_{i=1}^D \sum_{j \neq i}^D 2X_i(t)X_j(t)(1 - X_i(t)) + X_i^2(t)(1 - X_j(t)),$$

$$\alpha_3 = \lambda_D^2 \sum_{t \geq 0} \sum_{i=1}^D \sum_{j, k \neq i}^D 2X_i(t)X_j(t)(1 - X_k(t)) + X_j(t)X_k(t)(1 - X_i(t))$$

$$\alpha_4 = \lambda_D^3 \sum_{t \geq 0} \sum_{i=1}^D \sum_{j, k, l \neq i}^D X_j(t)X_l(t)(1 - X_k(t)),$$

avec $\lambda_D = \frac{1}{D(D-1)}$.

Coefficient de fixation

Notation (Wakeley, 1998) pour décrire la configuration d'un échantillon de n individus dans le modèle de l'île :

Soit d le nombre total de colonies qui contiennent les individus échantillonnés.

Parmi ces colonies, soit n_i le nombre de celles qui contiennent i individus échantillonnés.

En particulier, on a $\sum_{i=1}^n n_i = d$ et $\sum_{i=1}^n i n_i = n$

On représente la configuration de l'échantillon par le vecteur

$$\mathbf{n} = (n_1, n_2, \dots, n_n).$$

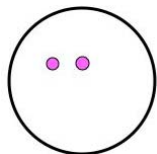
On note S l'ensemble de ces vecteurs.

Configurations de taille 2

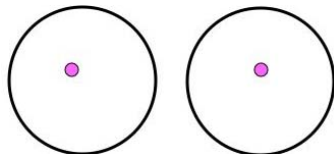
Les 2 configurations possibles pour les échantillons de taille 2 sont:

Configurations de taille 2

Les 2 configurations possibles pour les échantillons de taille 2 sont:



$$\mathbf{n} = (0, 1);$$



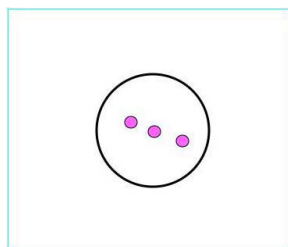
$$\mathbf{n} = (2, 0)$$

Configurations de taille 3

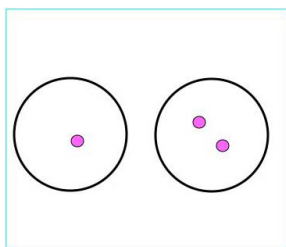
Les configurations pour les échantillons de taille 3 sont données par

Configurations de taille 3

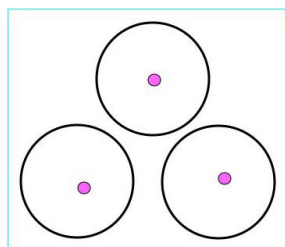
Les configurations pour les échantillons de taille 3 sont données par



$$\mathbf{n} = (0, 0, 1)$$



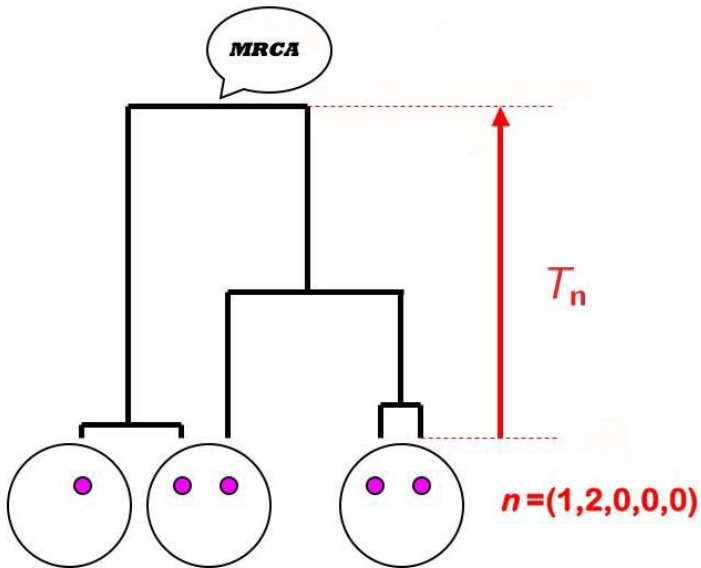
$$\mathbf{n} = (1, 1, 0)$$



$$\mathbf{n} = (3, 0, 0)$$

Notation

Soit T_n le temps de coalescence de la généalogie d'un échantillon dont la configuration est \mathbf{n} , c'est-à-dire, la variable aléatoire qui compte le nombre de générations en remontant le temps en partant de la configuration \mathbf{n} jusqu'au plus récent ancêtre commun (MRCA).



Coefficient de fixation

On montre que

- le coefficient $E_0(\beta)$ s'écrit en fonction des espérances de temps des coalescence sous neutralité d'échantillons de 2 individus, comme suit

$$\begin{aligned} E_0(\beta) &= (1-m)^2 \frac{1}{ND} \left(1 - \frac{1}{N}\right) E_0(T_{(0,1)}) \\ &+ 2m(1-m) \frac{1}{ND} E_0(T_{(2,0)}) \\ &+ \frac{m^2}{(D-1)} \frac{1}{ND} \left((D-2) E_0(T_{(2,0)}) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) E_0(T_{(0,1)}) \right) \end{aligned}$$

- $E_0(\alpha)$ s'exprime en fonction de $E_0(T_{(2,0)})$ et $E_0(T_{(0,1)})$, $E_0(T_{(3,0,0)})$, $E_0(T_{(1,1,0)})$ et $E_0(T_{(0,0,1)})$.

Espérance de temps de coalescence sous neutralité

- Considérons la chaîne de Markov, $(Y(t))_{t \geq 0}$, à valeurs dans S , modélisant l'histoire des configurations prises par l'échantillon quand on remonte le temps, en partant de la configuration initiale n , jusqu'à l'apparition du MRCA de l'échantillon.

Espérance de temps de coalescence sous neutralité

- Considérons la chaîne de Markov, $(Y(t))_{t \geq 0}$, à valeurs dans S , modélisant l'histoire des configurations prises par l'échantillon quand on remonte le temps, en partant de la configuration initiale n , jusqu'à l'apparition du MRCA de l'échantillon.
- Sauts : coalescence, migration + éventuellements simultanés.

Espérance de temps de coalescence sous neutralité

- Considérons la chaîne de Markov, $(Y(t))_{t \geq 0}$, à valeurs dans S , modélisant l'histoire des configurations prises par l'échantillon quand on remonte le temps, en partant de la configuration initiale n , jusqu'à l'apparition du MRCA de l'échantillon.
- Sauts : coalescence, migration + éventuellements simultanés.
- Pour le calcul des espérances des temps de coalescence sous neutralité d'échantillons de deux et trois individus, on considère la chaîne de Markov $(Y(t))_{t \geq 0}$ aux instants de sauts et conditionne par rapport au premier saut.

Espérance de temps de coalescence sous neutralité

- Considérons la chaîne de Markov, $(Y(t))_{t \geq 0}$, à valeurs dans S , modélisant l'histoire des configurations prises par l'échantillon quand on remonte le temps, en partant de la configuration initiale \mathbf{n} , jusqu'à l'apparition du MRCA de l'échantillon.
 - Sauts : coalescence, migration + éventuellements simultanés.
 - Pour le calcul des espérances des temps de coalescence sous neutralité d'échantillons de deux et trois individus, on considère la chaîne de Markov $(Y(t))_{t \geq 0}$ aux instants de sauts et conditionne par rapport au premier saut.
- ⇒ On obtient alors un système d'équations linéaires en les $E_0(T_i)$, $i = 2, 3$, que l'on résoud.