

# ANNALES DE L'I. H. P., SECTION B

M. GILLOIS

## L'homogamie dans une population d'effectif limité

*Annales de l'I. H. P., section B*, tome 2, n° 4 (1965-1966), p. 299-347

[http://www.numdam.org/item?id=AIHPB\\_1966\\_\\_2\\_4\\_299\\_0](http://www.numdam.org/item?id=AIHPB_1966__2_4_299_0)

© Gauthier-Villars, 1965-1966, tous droits réservés.

L'accès aux archives de la revue « Annales de l'I. H. P., section B » (<http://www.elsevier.com/locate/anihpb>) implique l'accord avec les conditions générales d'utilisation (<http://www.numdam.org/conditions>). Toute utilisation commerciale ou impression systématique est constitutive d'une infraction pénale. Toute copie ou impression de ce fichier doit contenir la présente mention de copyright.

NUMDAM

*Article numérisé dans le cadre du programme  
Numérisation de documents anciens mathématiques  
http://www.numdam.org/*

## L'homogamie dans une population d'effectif limité

par

**M. GILLOIS**

(Station centrale de Génétique animale,  
Centre national de Recherches zootechniques,  
Jouy-en-Josas (Seine-et-Oise), France).

### SOMMAIRE

I. — Introduction	300
II. — Homogamie gamétique d'identité	300
III. — Homogamie gamétique d'identité avec alpha-mutation	303
IV. — Homogamie gamétique d'isoaction avec alpha-mutation	310
V. — Homogamie gamétique d'isoaction avec bêta-mutation	317
VI. — Homogamie zygotique génotypique	323
VII. — Homogamie zygotique phénotypique	337
VIII. — Conclusion	346
IX. — Résumé	346
X. — Bibliographie	347

---

**SOMMAIRE.** — L'étude théorique de l'évolution des populations soumises à des appariements homogames était jusqu'à présent particulièrement fragmentaire.

L'emploi des coefficients de dépendance rend aisée et élégante cette étude. Des résultats nouveaux sont obtenus dans le cas des populations d'effectif limité.

## I. — INTRODUCTION

L'homogamie est soit un mode d'accouplement préférentiel des zygotes, soit un mode d'union préférentiel des gamètes. La conséquence de ces appariements homologues est que deux gènes homologues, portés par deux gamètes qui s'unissent pour former un zygote, sont dépendants. Les situations et les coefficients d'identité (d'ordre deux) ne permettent pas d'étudier l'évolution de populations homogames et d'effectif limité. L'étude générale de l'évolution des populations homogames d'effectif limité peut être faite en utilisant les relations de dépendance (M. Gillois, 1965).

Ce travail est une application des relations de dépendance à l'étude de l'évolution de population d'effectif limité, de taux de masculinité quelconque et soumises à l'homogamie gamétique d'identité, gamétique d'isoaction, zygotique génotypique, zygotique phénotypique.

Soit une population d'effectif limité comportant  $N_1$  mâles et  $N_2$  femelles. Soit  $H$  un zygote tiré au hasard dans cette population. Soient, désignés au hasard dans ce zygote, deux gènes homologues  $G_H$  et  $G_H^*$ . Ces deux gènes sont identiques avec la probabilité  $f$  et non identiques avec la probabilité  $1 - f$ . Ces deux gènes sont absolument dépendants isoactifs (isocontraints) avec la probabilité  $F_1$ , ils sont dépendants en probabilité hétéroactifs (hétérocontraints) avec la probabilité  $F_2$ , ils sont indépendants (non-contraints) avec la probabilité  $F_3$ . Soient  $I$  et  $J$  deux zygotes désignés au hasard dans la population. Soient deux gènes homologues, l'un  $G_i^v$  tiré au hasard dans le zygote  $I$ , l'autre  $G_j^v$  tiré au hasard dans le zygote  $J$ . Ces deux gènes homologues peuvent être identiques avec la probabilité  $\varphi$  et peuvent être non identiques avec la probabilité  $1 - \varphi$ . Ils peuvent être absolument dépendants isoactifs (isocontraints) avec la probabilité  $\Phi_1$ . Ils peuvent être dépendants en probabilité hétéroactifs (hétérocontraints) avec la probabilité  $\Phi_2$ . Ils peuvent être indépendants (non-contraints) avec la probabilité  $\Phi_3$ .

## II. — HOMOGAMIE GAMÉTIQUE D'IDENTITÉ

Soit  $\lambda$  la probabilité d'une union de deux gamètes porteurs de deux gènes homologues identiques. Soit  $1 - \lambda$  la probabilité d'une union au hasard — panmictique — de deux gamètes. Il est immédiat que dans un tel système il existe une implication réciproque entre la non-identité et l'indépendance;

car deux gènes homologues ne sont absolument dépendants isoactifs que s'ils sont identiques; deux gènes homologues ne peuvent être dépendants en probabilité hétéroactifs. Nous avons les relations :

$$\begin{aligned} F1(n) &= f(n) \\ F2(n) &= 0 \\ F3(n) &= 1 - f(n). \end{aligned}$$

L'évolution de cette population peut être décrite par la connaissance à la génération  $n$  du coefficient de consanguinité  $f(n)$ . A cette génération  $n$  la probabilité *a priori* de tirer au hasard un zygote de génotype AA est :

$$P(AA) = f(n)p + [1 - f(n)]p^2.$$

Deux gènes homologues d'un zygote H de la génération  $n + 1$  sont identiques :

— soit parce que le zygote est issu d'un appariement homogame des gamètes dont la probabilité est  $\lambda$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'identité des deux gènes est 1;

— soit parce que le zygote est issu d'un appariement panmictique dont la probabilité est  $1 - \lambda$  et dans ce cas la probabilité de l'identité des deux gènes homologues est  $\varphi_n$ .

D'où l'équation aux différences finies :

$$f_{n+1} = \lambda + (1 - \lambda)\varphi_n.$$

L'équation de passage de  $\varphi$  est la même que celle obtenue dans le cas d'une population panmictique d'effectif limité :

$$\begin{aligned} \varphi_{n+1} &= \frac{1}{N} \left( \frac{1}{2} + \frac{1}{2}f_n \right) + \left( 1 - \frac{1}{N} \right)\varphi_n \\ \frac{1}{N} &= \frac{1}{4} \left( \frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} \right), \end{aligned}$$

$N$  est l'effectif génétique.

Après élimination de  $\varphi$ , l'équation aux différences finies en  $f$  devient :

$$f_{n+2} - \left( 1 - \frac{1}{N} \right)f_{n+1} - \frac{1 - \lambda}{2N}f_n = \frac{1 + \lambda}{2N}.$$

Soit en introduisant l'opérateur  $D$ , tel que  $Df_n = f_{n+1}$  :

$$\left[ D^2 - \left( 1 - \frac{1}{N} \right)D - \frac{1 - \lambda}{2N} \right] f_n = \frac{1 + \lambda}{2N}.$$

La solution indépendante de  $n$  est  $f = 1$ , pour  $n$  tendant vers l'infini. La solution particulière est de la forme :

$$\mu_1 r_1 + \mu_2 r_2$$

$\mu_1$  et  $\mu_2$  étant des constantes dépendantes des conditions à l'origine et  $r_1$ ,  $r_2$  étant les solutions de l'équation caractéristique associée :

$$D^2 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)D - \frac{1 - \lambda}{2N} = 0$$

$$r_1 = \frac{\left(1 - \frac{1}{N}\right) + \sqrt{1 + \frac{1}{N^2} - \frac{2\lambda}{N}}}{2}$$

$$r_2 = \frac{\left(1 - \frac{1}{N}\right) - \sqrt{1 + \frac{1}{N^2} - \frac{2\lambda}{N}}}{2}$$

La solution générale est :

$$f_n = 1 + \mu_1 r_1^n + \mu_2 r_2^n$$

avec

$$\mu_1 = \frac{f_1 - 1 + r_2(1 - f_0)}{r_1 - r_2}$$

$$\mu_2 = \frac{f_1 - 1 + r_1(1 - f_0)}{r_2 - r_1}$$

Si  $\lambda = 0$ , la solution est celle de la panmixie (G. Malécot, 1946).

Supposons que  $f_0 = 0$  et  $\varphi_0 = 0$ . Alors

$$f_1 = \lambda$$

et

$$\mu_1 = \frac{\lambda - 1 + r_2}{r_1 - r_2}$$

$$\mu_2 = \frac{\lambda - 1 + r_1}{r_2 - r_1}.$$

Pour des populations d'effectif élevé,  $N$  est grand et les racines  $r_1$  et  $r_2$  ont pour valeurs approchées les expressions :

$$r_1 = 1 - \frac{1 + \lambda}{2N}$$

$$r_2 = -\left(\frac{1 - \lambda}{2N}\right)$$

$r_1$  et  $r_2$  sont toujours plus petits ou égaux à  $|1|$ .

Si  $N$  est infini, alors  $r_1 = 1$ ,  $r_2 = 0$  et dans ces conditions en supposant que  $f_0 = 0$  et que  $\varphi_0 = 0$ , il vient :

$$f_n = 1 + \frac{\lambda - 1}{1} (1)^n = \lambda$$

$f_n$  est une constante, égale à  $\lambda$ , c'est le cas de « consanguinité pure » dans une population panmictique d'effectif infini.

### III. — HOMOGAMIE GAMÉTIQUE D'IDENTITÉ AVEC ALPHA-MUTATION

Nous conservons le modèle précédent auquel nous ajoutons les conditions suivantes; il existe dans cette population deux classes d'isoaction A1 et A2 de représentants  $A$  et  $a$ . La probabilité *a priori* attachée à la classe d'isoaction A1 est  $p$ , et celle attachée à la classe d'isoaction A2 est  $q$ . La probabilité qu'un gène quelconque mute est  $v$ . Il s'agit de la notion d'alpha-mutation (M. Gillois, 1965).

L'évolution de la population dans ce nouveau modèle ne peut pas être décrite mathématiquement à l'aide des coefficients d'identité. Nous utiliserons les coefficients de dépendance. Soient  $F1(n)$ ,  $F2(n)$ ,  $F3(n)$  les coefficients de dépendance zygotiques attachés à un zygote  $H$  tiré au hasard parmi les zygotes de la génération  $n$ . Soient  $\Phi1(n)$ ,  $\Phi2(n)$ ,  $\Phi3(n)$  les coefficients de dépendance parentaux attachés à deux zygotes  $I$  et  $J$  tirés au hasard parmi les zygotes de la génération  $n$ . A cette génération  $n$  les probabilités *a priori* de tirer un zygote de génotype (AA), (Aa), (aa) sont respectivement :

$$P = P(AA) = F1(n)p + F3(n)p^2$$

$$2Q = P(Aa) = F2(n) + F3(n)2pq$$

$$R = P(aa) = F1(n)q + F3(n)q^2.$$

Deux gènes homologues d'un zygote  $H$  de la génération  $n + 1$  sont absolument dépendants isoactifs (isocontraints);

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement homologue des gamètes dont la probabilité est  $\lambda$ ;

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement panmictique des gamètes dont la probabilité est  $1 - \lambda$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de la dépendance absolue isoactive (isocontrainte) est :

$$\Phi1_n[(1 - v)^2 + v^2] + \Phi2_n 2(1 - v)v$$

$$F1_{n+1} = + (1 - \lambda)[\Phi1_n[(1 - v)^2 + v^2] + \Phi2_n 2(1 - v)v].$$

Deux gènes homologues d'un zygote H de la génération  $n + 1$  sont absolument dépendants hétéroactifs (hétérocontraints) parce que ce zygote est issu d'un appariement panmictique des gamètes dont la probabilité est  $1 - \lambda$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance hétéroactive (hétérocontrainte) est

$$\Phi_{1_n} 2(1 - v)v + \Phi_{2_n} [(1 - v)^2 + v^2]$$

$$F_{2_{n+1}} = (1 - \lambda)[\Phi_{1_n} 2(1 - v)v + \Phi_{2_n} [(1 - v)^2 + v^2]].$$

Deux gènes homologues d'un zygote H de la génération  $n + 1$  sont indépendants (non-contraints) parce que ce zygote est issu d'un appariement panmictique des gamètes dont la probabilité est  $1 - \lambda$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'indépendance (non-contrainte) est  $\Phi_{3_n}$

$$F_{3_{n+1}} = (1 - \lambda)\Phi_{3_n}.$$

Deux gènes homologues l'un pris au hasard dans un zygote I, l'autre pris au hasard dans un zygote J sont absolument dépendants isoactifs (isocontraints)

— soit parce que ces deux gènes proviennent d'un même zygote, parent commun à I et J, avec une probabilité  $1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance isoactive (isocontrainte) des deux gènes est :

$$\left[ \frac{1}{2} + \frac{1}{2} F_{1_n} \right] [(1 - v)^2 + v^2] + \frac{1}{2} F_{2_n} 2v(1 - v)$$

— soit parce que ces deux gènes proviennent de deux zygotes avec une probabilité  $1 - 1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance isoactive (hétérocontrainte) des deux gènes est

$$\Phi_{1_n} [(1 - v)^2 + v^2] + \Phi_{2_n} 2v(1 - v)$$

$$F_{1_{n+1}} = \frac{1}{N} \left[ \left[ \frac{1}{2} + \frac{1}{2} F_{1_n} \right] [(1 - v)^2 + v^2] + \frac{1}{2} F_{2_n} 2v(1 - v) \right]$$

$$+ \left( 1 - \frac{1}{N} \right) [\Phi_{1_n} [(1 - v)^2 + v^2] + \Phi_{2_n} 2v(1 - v)].$$

Deux gènes homologues, l'un pris au hasard dans un zygote I, l'autre pris au hasard dans un zygote J sont absolument dépendants hétéroactifs (hétérocontraints) :

— soit parce que ces deux gènes proviennent d'un même zygote, parent commun à I et J, avec une probabilité  $1/N$  et dans ce cas la probabilité

conditionnelle de l'absolue dépendance hétéroactive (hétérocontrainte) des deux gènes est :

$$\left[ \frac{1}{2} + \frac{1}{2} F1_n \right] 2(1-v)v + \frac{1}{2} F2_n [(1-v)^2 + v^2]$$

— soit parce que ces deux gènes proviennent de deux zygotes avec une probabilité  $1 - 1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance hétéroactive (hétérocontrainte) des deux gènes est :

$$\Phi1_n 2v(1-v) + \Phi2_n [(1-v)^2 + v^2]$$

$$\Phi2_{n+1} = \frac{1}{N} \left[ \left[ \frac{1}{2} + \frac{1}{2} F1_n \right] 2(1-v)v + \frac{1}{2} F2_n [(1-v)^2 + v^2] \right] \\ \left( 1 - \frac{1}{N} \right) [\Phi1_n 2(1-v)v + \Phi2_n [(1-v)^2 + v^2]].$$

Deux gènes homologues l'un pris au hasard dans un zygote I, l'autre pris au hasard dans un zygote J sont indépendants (non-contraints)

— soit parce que ces deux gènes proviennent d'un même zygote, parent commun à I et J, avec une probabilité  $1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'indépendance (non-contrainte) est  $F2_n$ ;

— soit parce que ces deux gènes proviennent de deux zygotes avec une probabilité  $1 - 1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'indépendance est  $\Phi3_n$ .

$$\Phi3_{n+1} = \frac{1}{N} \frac{1}{2} F3_n + \left( 1 - \frac{1}{N} \right) \Phi3_n.$$

Remarquons que nous avons deux systèmes indépendants, l'un comportant  $F3$  et  $\Phi3$ , l'autre  $F1$ ,  $F2$ ,  $\Phi1$ ,  $\Phi2$ .

Solution du système en  $F3$ ,  $\Phi3$ .

$$F3_{n+1} = (1 - \lambda) \Phi3_n$$

$$\Phi3_{n+1} = \frac{1}{2N} F3_n + \left( 1 - \frac{1}{N} \right) \Phi3_n.$$

D'où l'équation en  $F3$  :

$$F2_{n+2} - \left( 1 - \frac{1}{N} \right) F3_{n+1} - \frac{1 - \lambda}{2N} F3_n = 0$$

$$\left[ D^2 - \left( 1 - \frac{1}{N} \right) D - \frac{1 - \lambda}{2N} \right] F3_n = 0.$$

D étant l'opérateur méiotique tel que :

$$D \cdot F3_n = F3_{n+1}.$$

Cette équation aux différences finies a pour solutions l'expression :

$$F3_n = \mu_1 r_1 + \mu_2 r_2$$

$r_1$  et  $r_2$  étant les racines de l'équation caractéristique associée déjà étudiée au paragraphe II.

$\mu_1$  et  $\mu_2$  sont des constantes dépendantes des conditions à l'origine. La solution pour  $n$  infini est  $F3 = 0$ . La vitesse avec laquelle les gènes perdent leur indépendance est la même que pour le modèle précédent.

Solution du système d'équations aux différences finies en  $F1$ ,  $F2$ ,  $\Phi1$ ,  $\Phi2$ . Supposons la probabilité de mutation  $v$  suffisamment petite pour négliger les puissances de  $v$  égales ou supérieures à 2.

Ce système prend la forme matricielle suivante :

$$\begin{vmatrix} D & 0 & -(1-\lambda)(1-2v) & -(1-\lambda)2v \\ 0 & D & -(1-\lambda)2v & -(1-\lambda)(1-2v) \\ -\frac{1-2v}{2N} & -\frac{2v}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-2v) & -\left(1 - \frac{1}{N}\right)2v \\ -\frac{2v}{2N} & -\frac{1-2v}{2N} & -\left(1 - \frac{1}{N}\right)2v & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-2v) \end{vmatrix} * \begin{vmatrix} F1_n \\ F2_n \\ \Phi1_n \\ \Phi2_n \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} \lambda \\ 0 \\ \frac{1-2v}{2N} \\ \frac{2v}{2N} \end{vmatrix}$$

Ré-écriture du système sous une forme plus facile à étudier :

$$\begin{vmatrix} D & -(1-\lambda)2v & 0 & -(1-\lambda)(1-2v) \\ -\frac{2v}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-2v) & -\left(1 - \frac{1}{N}\right)2v & -\left(1 - \frac{1}{N}\right)2v \\ 0 & -(1-\lambda)(1-2v) & D & -(1-\lambda)2v \\ -\frac{1-2v}{2N} & -\left(1 - \frac{1}{N}\right)2v & -\frac{2v}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-2v) \end{vmatrix} * \begin{vmatrix} F1_n \\ \Phi2_n \\ F2_n \\ \Phi1_n \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} \lambda \\ 2v \\ \frac{2v}{2N} \\ \frac{1-2v}{2N} \end{vmatrix}$$

Ce système est donc de la forme :

$$AY_n = B.$$

Recherche de l'équation caractéristique associée à la matrice de passage A  
Faisons subir à la matrice A les transformations suivantes :

$$L1 = L1 + L3$$

$$L2 = L2 + L4$$

$$\begin{vmatrix} D & -(1-\lambda) & D & -(1-\lambda) \\ -\frac{1}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right) & -\frac{1}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right) \\ 0 & -(1-\lambda)(1-2v) & D & -(1-\lambda)2v \\ -\frac{1-2v}{2N} & -\left(1 - \frac{1}{N}\right)2v & -\frac{2v}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-1v) \end{vmatrix}$$

$$C2 = C2 + C4$$

$$\begin{vmatrix} D & -2(1-\lambda) & D & -(1-\lambda) \\ -\frac{1}{2N} & 2D - 2\left(1 - \frac{1}{N}\right) & -\frac{1}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right) \\ 0 & -(1-\lambda) & D & -(1-\lambda)2v \\ -\frac{1-2v}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right) & -\frac{2v}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-2v) \end{vmatrix}$$

$$C3 = C3 - C1$$

$$\begin{vmatrix} D & -2(1-\lambda) & 0 & -(1-\lambda) \\ -\frac{1}{2N} & 2D - 2\left(1 - \frac{1}{N}\right) & 0 & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right) \\ 0 & -(1-\lambda) & D & -(1-\lambda)2v \\ -\frac{1-2v}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right) & \frac{1-4v}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-2v) \end{vmatrix}$$

$$C4 = 2C4 - C2$$

$$\begin{vmatrix} D & -2(1-\lambda) & 0 & 0 \\ -\frac{1}{2N} & 2D - 2\left(1 - \frac{1}{N}\right) & 0 & 0 \\ 0 & -(1-\lambda) & D & +(1-\lambda)(1-4v) \\ -\frac{1-2v}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right) & \frac{1-4v}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-4v) \end{vmatrix}$$

$$L3 = 2L3 - L1$$

$$\begin{vmatrix} D & -2(1-\lambda) & 0 & 0 \\ -\frac{1}{2N} & 2D - 2\left(1 - \frac{1}{N}\right) & 0 & 0 \\ -D & 0 & 2D & -2(1-\lambda)(-1+4v) \\ -\frac{1-2v}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right) & \frac{1-4v}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-4v) \end{vmatrix}$$

$$L4 = 2L4 - L2$$

$$\left| \begin{array}{cccc} D & -2(1-\lambda) & 0 & 0 \\ -\frac{1}{2N} & 2D - 2\left(1 - \frac{1}{N}\right) & 0 & 0 \\ -D & 0 & 2D & -2(1-\lambda)(1-4v) \\ -\frac{1}{2N} + \frac{4v}{2N} & 0 & \frac{1-4v}{N} & 2D - 2\left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-4v) \end{array} \right|$$

$$C1 = 2C1 + C3$$

$$\left| \begin{array}{cccc} 2D & -2(1-\lambda) & 0 & 0 \\ -\frac{1}{N} & 2D - 2\left(1 - \frac{1}{N}\right) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2D & 2(1-\lambda)(1-4v) \\ 0 & 0 & \frac{1-4v}{N} & 2D - 2\left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-4v) \end{array} \right|$$

L'équation caractéristique associée à cette matrice de passage est donc :

$$\begin{aligned} \psi(D) = & \left[ 4D^2 - 4D\left(1 - \frac{1}{N}\right) - \frac{2}{N}(1-\lambda) \right] \\ & \left[ 4D^2 - 4D\left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-4v) - \frac{2}{N}(1-\lambda)(1-4v)^2 \right]. \end{aligned}$$

Les solutions ou racines de cette équation sont, en négligeant les termes du second degré, tels que  $(1/N)^2$  :

$$r_1 = 1 - \frac{1 + \lambda}{2N}$$

$$r_2 = -\frac{1 - \lambda}{2N}$$

$$r_3 = (1 - 4v) \left(1 - \frac{1 + \lambda}{2N}\right)$$

$$r_4 = (1 - 4v) \left(\frac{-1 + \lambda}{2N}\right).$$

La solution particulière, pour chacune des variables  $F1, F2, \Phi1, \Phi2$  est donc de la forme :

$$\mu_1 r_1^n + \mu_2 r_2^n + \mu_3 r_3^n + \mu_4 r_4^n.$$

Toutes ces racines sont inférieures en module à 1.

Recherche d'une solution indépendante de  $n$ , cette solution est telle que :

$$D.F1_n = F1_n$$

$$D.F2_n = F2_n$$

$$D.\Phi1_n = \Phi1_n$$

$$D.\Phi2_n = \Phi2_n.$$

Le système d'équations aux différences finies s'écrit alors :

$$F1 = \lambda + (1 + \lambda)(1 - 2v)\Phi1 + (1 + \lambda)2v\Phi2$$

$$F2 = + (1 + \lambda)2v \quad \Phi1 + (1 + \lambda)(1 - 2v)\Phi2$$

$$\Phi1 \left\{ 1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)(1 - 2v) \right\} = \frac{1 - 2v}{2N} + \frac{1 - 2v}{2N} F1 + \frac{2v}{2N} F2 + \left(1 - \frac{1}{N}\right)2v\Phi2$$

$$\Phi2 \left\{ 1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)(1 - 2v) \right\} = \frac{2v}{2N} + \frac{2v}{2N} F1 + \frac{1 - 2v}{2N} F2 + \left(1 - \frac{1}{N}\right)2v\Phi1.$$

Les solutions de ce système sont les suivantes :

$$\Phi1 = \frac{1 + \lambda + 4vN}{1 + \lambda + 8vN}$$

$$\Phi2 = \frac{+ 4vN}{1 + \lambda + 8vN}$$

$$F1 = \frac{(1 + \lambda)(1 + 4vN - 2v(1 - \lambda))}{1 + \lambda + 8vN}$$

$$F2 = \frac{(1 - \lambda)(+ 4vN + 2v(1 + \lambda))}{1 + \lambda + 8vN}$$

$$\Phi1 + \Phi2 = 1 \quad F1 + F2 = 1.$$

Si nous supposons l'absence de mutation les solutions deviennent :

$$\Phi1 = 1$$

$$\Phi2 = 0$$

$$F1 = 1$$

$$F2 = 0.$$

La solution générale est la somme de la solution indépendante de  $n$  et de la solution particulière

$$F1_n = \frac{(1 + \lambda)(1 + 4vN - 2v(1 - \lambda))}{1 + \lambda + 8vN} + a_1 r_1^n + a_2 r_2^n + a_3 r_3^n + a_4 r_4^n$$

$$F2_n = \frac{(1 - \lambda)(4vN + 2v(1 + \lambda))}{1 + \lambda + 8vN} + b_1 r_1^n + b_2 r_2^n + b_3 r_3^n + b_4 r_4^n$$

$$\Phi 1_n = \frac{1 + \lambda + 4vN}{1 + \lambda + 8vN} + c_1 r_1^n + c_2 r_2^n + c_3 r_3^n + c_4 r_4^n$$

$$\Phi 2_n = \frac{4vN}{1 + \lambda + 8vN} + d_1 r_1^n + d_2 r_2^n + d_3 r_3^n + d_4 r_4^n.$$

Les termes  $a_1, a_2, a_3, a_4, b_1, b_2, b_3, b_4, c_1, c_2, c_3, c_4, d_1, d_2, d_3, d_4$  sont des constantes qui dépendent des conditions à l'origine. Lorsque  $n$  tend vers l'infini la solution tend à s'identifier avec le terme constant.

#### IV. — HOMOGAMIE GAMÉTIQUE D'ISOACTION AVEC ALPHA-MUTATION

Soit  $\lambda_1$  la probabilité d'une union de deux gamètes porteurs de deux gènes homologues isoactifs. Soit  $\lambda_2$  la probabilité d'une union de deux gamètes porteurs de deux gènes homologues hétéroactifs. Soit  $1 - \lambda_1 - \lambda_2 = 1 - \lambda$  la probabilité d'une union au hasard — panmictique — de deux gamètes. Dans un tel système il n'existe plus une implication réciproque entre la non-identité et l'indépendance de deux gènes homologues. Nous utilisons les mêmes coefficients de dépendance  $F1, F2, F3, \Phi 1, \Phi 2, \Phi 3$  que ceux définis au paragraphe III.

Deux gènes homologues d'un zygote H de la génération  $n + 1$  sont absolument dépendants isoactifs (isocontraints)

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement homogame des gamètes dont la probabilité est  $\lambda_1$ ;

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement panmictique des gamètes dont la probabilité est  $1 - \lambda$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de la dépendance absolue isoactive (isocontrainte) est :

$$\Phi 1_n[(1 - v)^2 + v^2] + \Phi 2_n 2(1 - v)v$$

$$F1_{n+1} = \lambda_1 + (1 - \lambda) [\Phi 1_n[(1 - v)^2 + v^2] + \Phi 2_n 2(1 - v)v].$$

Deux gènes homologues d'un zygote H de la génération  $n + 1$  sont absolument dépendants hétéroactifs (hétérocontraints)

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement homogène des gamètes dont la probabilité est  $\lambda_2$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de la dépendance absolue hétéroactive (hétérocontrainte) est 1;

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement panmictique des gamètes dont la probabilité est  $1 - \lambda$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de la dépendance absolue hétéroactive (hétérocontrainte) est :

$$\Phi 2_n [(1 - v)^2 + v^2] + \Phi 1_n 2(1 - v)v$$

$$F2_{n+1} = \lambda_2 + (1 - \lambda) [\Phi 2_n [(1 - v)^2 + v^2] + \Phi 1_n 2(1 - v)v].$$

Deux gènes homologues d'un zygote H de la génération  $n + 1$  sont indépendants (non-contraints) parce que ce zygote est issu d'un appariement panmictique des gamètes dont la probabilité est  $1 - \lambda$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'indépendance (non-contrainte) est  $\Phi 3_n$ .

$$F3_{n+1} = (1 - \lambda) \Phi 3_n.$$

Deux gènes homologues l'un pris au hasard dans un zygote I, l'autre pris au hasard dans un zygote J sont absolument dépendants isoactifs (isocontraints).

— soit parce que ces deux gènes proviennent d'un même zygote, parent commun à I et à J, avec une probabilité  $1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance isoactive (isocontrainte) des deux gènes est :

$$\left( \frac{1}{2} + \frac{1}{2} F1_n \right) [(1 - v)^2 + v^2] + \frac{1}{2} F2_n 2v(1 - v)$$

— soit parce que ces deux gènes proviennent de deux zygotes avec une probabilité  $1 - 1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance isoactive (isocontrainte) des deux gènes est :

$$\Phi 1_n [(1 - v)^2 + v^2] + \Phi 2_n 2v(1 - v)$$

$$F1_{n+1} = \frac{1}{N} \left[ \left( \frac{1}{2} + \frac{1}{2} F1_n \right) [(1 - v)^2 + v^2] + \frac{1}{2} F2_n 2v(1 - v) \right]$$

$$+ \left( 1 - \frac{1}{N} \right) [\Phi 1_n [(1 - v)^2 + v^2] + \Phi 2_n 2v(1 - v)].$$

Deux gènes homologues, l'un pris au hasard dans un zygote I, l'autre pris au hasard dans un zygote J, sont absolument dépendants hétéroactifs (hétérocontraints)

— soit parce que ces deux gènes proviennent d'un même zygote, parent commun à I et à J, avec la probabilité  $1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance hétéroactive (hétérocontrainte) des deux gènes est :

$$\left[ \frac{1}{2} + \frac{1}{2} F1_n \right] 2(1 - v)v + \frac{1}{2} F2_n [(1 - v)^2 + v^2]$$

— soit parce que ces deux gènes proviennent de deux zygotes avec une probabilité  $1 - 1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance hétéroactive (hétérocontrainte) des deux gènes est :

$$\Phi_{1,n} 2(1 - v)v + \Phi_{2,n}[(1 - v)^2 + v^2]$$

$$\Phi_{2,n+1} = \frac{1}{N} \left[ \frac{1}{2} + \frac{1}{2} \Phi_{1,n} 2(1 - v)v + \frac{1}{2} \Phi_{2,n}[(1 - v)^2 + v^2] \right] \\ + \left( 1 - \frac{1}{N} \right) [\Phi_{1,n} 2(1 - v)v + \Phi_{2,n}[(1 - v)^2 + v^2]].$$

Deux gènes homologues, l'un pris au hasard dans un zygote I, l'autre pris au hasard dans un zygote J, sont indépendants (non-contraints)

— soit parce que ces deux gènes proviennent d'un même zygote, parent commun à I et à J, avec une probabilité  $1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'indépendance (non-contrainte) est  $F_{3,n}$ ;

— soit parce que ces deux gènes proviennent de deux zygotes avec une probabilité  $1 - 1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'indépendance est  $\Phi_{3,n}$ .

$$\Phi_{3,n+1} = \frac{1}{N} \frac{1}{2} F_{3,n} + \left( 1 - \frac{1}{N} \right) \Phi_{3,n}.$$

Ce système d'équations aux différences finies avec second membre constant est le même que celui obtenu dans le cas de l'homogamie gamétique d'identité au second membre près. Les racines de la matrice de passage sont donc les mêmes. Un tel résultat n'est pas surprenant puisque dans le premier modèle l'homogamie gamétique d'identité a un effet identique à celui d'une homogamie gamétique d'isoaction.

$$\begin{vmatrix} D & 0 & -(1-\lambda)(1-2v) & -(1-\lambda)2v \\ 0 & D & -(1-\lambda)2v & -(1-\lambda)(1-2v) \\ -\left(\frac{1-2v}{N}\right) & -\frac{2v}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-2v) & -\left(1 - \frac{1}{N}\right)2v \\ -\frac{2v}{2N} & -\left(\frac{1-2v}{2N}\right) & -\left(1 - \frac{1}{N}\right)2v & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-2v) \end{vmatrix} * \begin{vmatrix} F_{1,n} \\ F_{2,n} \\ \Phi_{1,n} \\ \Phi_{2,n} \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 1 \\ 2 \\ \frac{1-2v}{2N} \\ \frac{2v}{2N} \end{vmatrix}$$

avec

$$\lambda = \lambda_1 + \lambda_2.$$

Les solutions générales pour chacune des variables  $F1, F2, F3, \Phi1, \Phi2, \Phi3$  sont les suivantes, en supposant  $N$  suffisamment grand :

$$F1_n = \frac{(1 + \lambda_1 - \lambda_2)(1 + 4vN - 2v(1 - \lambda_1 - \lambda_2))}{1 + \lambda_1 + \lambda_2 + 8vN} a_1 r_1^n + a_2 r_2^n + a_3 r_3^n + a_4 r_4^n$$

$$F2_n = \frac{2(2 + 8vN) + (1 - \lambda_1 - \lambda_2)(4vN + 2v(1 + \lambda_1 - \lambda_2))}{1 + \lambda_1 + \lambda_2 + 8vN} + b_1 r_1^n + b_2 r_2^n + b_3 r_3^n + b_4 r_4^n$$

$$F3_n = e_1 r_1^n + e_2 r_2^n + e_3 r_3^n + e_4 r_4^n$$

$$\Phi1_n = \frac{1 + \lambda_1 + 4vN}{1 + \lambda_1 + \lambda_2 + 8vN} + c_1 r_1^n + c_2 r_2^n + c_3 r_3^n + c_4 r_4^n$$

$$\Phi2_n = \frac{\lambda_2 + 4vN}{1 + \lambda_1 + \lambda_2 + 8vN} = d_1 r_1^n + d_2 r_2^n + d_3 r_3^n + d_4 r_4^n$$

$$\Phi3_n = g_1 r_1^n + g_2 r_2^n + g_3 r_3^n + g_4 r_4^n,$$

Si  $\lambda_2$  est nul, c'est-à-dire s'il n'y a pas d'homogamie hétéroactive, ces solutions s'identifient avec celles du paragraphe précédent III.

Si nous supposons l'absence de mutations ( $v = 0$ ) les solutions deviennent :

$$F1_n = \frac{1 + \lambda_1 - \lambda_2}{1 + \lambda_1 + \lambda_2} + a'_1 r_1^n + a'_2 r_2^n$$

$$F2_n = \frac{2\lambda_2}{1 + \lambda_1 + \lambda_2} + b'_1 r_1^n + b'_2 r_2^n$$

$$F3_n = \quad + e'_1 r_1^n + e'_2 r_2^n$$

$$\Phi1_n = \frac{1 + \lambda_1}{1 + \lambda_1 + \lambda_2} + c'_1 r_1^n + c'_2 r_2^n$$

$$\Phi2_n = \frac{2}{1 + 1 + 2} + d'_1 r_1^n + d'_2 r_2^n$$

$$\Phi3_n = \quad + g'_1 r_1^n + g'_2 r_2^n$$

avec :

$$r_1 = 1 - \left[ \frac{1 + \lambda_1 + \lambda_2}{2N} \right] \quad \text{et} \quad r_2 = - \left[ \frac{1 - \lambda_1 - \lambda_2}{2N} \right].$$

Les termes

$$a'_1, a'_2, b'_1, b'_2, e'_1, e'_2, c'_1, c'_2, d'_1, d'_2, g'_1, g'_2$$

étant des constantes dépendantes des conditions à l'origine.

Il est intéressant d'étudier les solutions d'équilibre asymptotique indépendantes de  $n$  lorsque la probabilité de mutation  $v$  est nulle et que  $\lambda_1$ , probabilité d'un appariement gamétique homogame isoactif, est nulle.

Il vient dans ce cas :

$$F1 = \frac{1 - \lambda_2}{1 + \lambda_2} \quad \Phi 1 = \frac{1}{1 + \lambda_2}$$

$$F2 = \frac{2\lambda_2}{1 + \lambda_2} \quad \Phi 2 = \frac{\lambda_2}{1 + \lambda_2}.$$

Dans le cas où cette population est à loi de croisement totalement homogame, ces équilibres sont :

$$\begin{aligned} F1 &= 0 & \Phi 1 &= 1/2 \\ F2 &= 1 & \Phi 2 &= 1/2. \end{aligned}$$

Ce résultat traduit le fait que dans cette population tous les zygotes sont des hétérozygotes de même génotype.

Si nous supposons que la population est réduite à un mâle et à une femelle — cas d'un croisement régulier frère-sœur — le système des équations de passage devient en absence de mutation,  $v = 0$  :

$$\begin{aligned} F1_{n+1} &= \lambda_1 + (1 - \lambda_1 - \lambda_2) \Phi 1_n \\ \Phi 1_{n+1} &= \frac{1}{2} \left( \frac{1}{2} + \frac{1}{2} F1_n \right) + \left( 1 - \frac{1}{2} \right) \Phi 1_n \\ F2_{n+1} &= \lambda_2 + (1 - \lambda_1 - \lambda_2) \Phi 2_n \\ \Phi 2_{n+1} &= \frac{1}{4} F2_n + \left( 1 - \frac{1}{2} \right) \Phi 2_n \\ F3_{n+1} &= (1 - \lambda_1 - \lambda_2) \Phi 3_n \\ \Phi 3_{n+1} &= \frac{1}{4} F3_n + \left( 1 - \frac{1}{2} \right) \Phi 3_n. \end{aligned}$$

Ces équations aux différences finies peuvent être écrites sous la forme de trois systèmes d'équations matricielles suivants :

$$\begin{array}{cc|c|c} \mathbf{D} - \frac{1}{2} & -\frac{1}{4} & * & \Phi 1_n \\ -1 + \lambda_1 + \lambda_2 & \mathbf{D} & & \mathbf{F} 1_n \end{array} = \begin{array}{c} \frac{1}{4} \\ \lambda_1 \end{array}$$

$$\begin{array}{cc|c|c} \mathbf{D} - \frac{1}{2} & -\frac{1}{4} & * & \Phi 2_n \\ -1 + \lambda_1 + \lambda_2 & \mathbf{D} & & \mathbf{F} 2_n \end{array} = \begin{array}{c} 0 \\ \lambda_2 \end{array}$$

$$\begin{vmatrix} D - \frac{1}{2} & -\frac{1}{4} \\ -1 + \lambda_1 + \lambda_2 & D \end{vmatrix} * \begin{vmatrix} \Phi 3_n \\ F 3_n \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 0 \\ 0 \end{vmatrix}$$

Ces trois matrices de passage ont la même équation caractéristique associée :

$$\psi(D) = D^2 - \frac{1}{2}D - \frac{1}{4}(1 - \lambda_1 - \lambda_2)$$

dont les deux racines sont :

$$r_1 = (1/4)(1 + \sqrt{5 - 4\lambda_1 - 4\lambda_2})$$

$$r_2 = (1/4)(1 - \sqrt{5 - 4\lambda_1 - 4\lambda_2}).$$

Les solutions particulières sont donc de la forme :

$$F1_n = a_1 r_1^n + a_2 r_2^n$$

$$F2_n = b_1 r_1^n + b_2 r_2^n$$

$$F3_n = e_1 r_1^n + e_2 r_2^n$$

$$\Phi 1^n = c_1 r_1^n + c_2 r_2^n$$

$$\Phi 2_n = d_1 r_1^n + d_2 r_2^n$$

$$\Phi 3_n = g_1 r_1^n + g_2 r_2^n$$

Les solutions indépendantes de  $n$  sont :

$$F1 = \frac{1 + \lambda_1 - \lambda_2}{1 + \lambda_1 + \lambda_2} \quad \Phi 1 = \frac{1 + \lambda_1}{1 + \lambda_1 + \lambda_2}$$

$$F2 = \frac{2\lambda_2}{1 + \lambda_1 + \lambda_2} \quad \Phi 2 = \frac{\lambda_2}{1 + \lambda_1 + \lambda_2}$$

Les solutions générales sont donc :

$$F1_n = \frac{1 + \lambda_1 - \lambda_2}{1 + \lambda_1 + \lambda_2} + a_1 r_1^n + a_2 r_2^n$$

$$F2_n = \frac{2\lambda_2}{1 + \lambda_1 + \lambda_2} + b_1 r_1^n + b_2 r_2^n$$

$$F3_n = \quad \quad \quad + e_1 r_1^n + e_2 r_2^n$$

$$\Phi 1_n = \frac{1 + \lambda_1}{1 + \lambda_1 + \lambda_2} + c_1 r_1^n + c_2 r_2^n$$

$$\begin{aligned}\Phi 2_n &= \frac{\lambda_2}{1 + \lambda_1 + \lambda_2} + d_1 r_1^n + d_2 r_2^n \\ \Phi 3_n &= \quad \quad \quad + g_1 r_1^n + g_2 r_2^n\end{aligned}$$

Si nous supposons que  $\lambda_1 = \lambda_2 = 0$ , nous obtenons les solutions valables dans le cas de panmixie

$$\begin{aligned}F1_n &= 1 + a_1 \left( \frac{1 + \sqrt{5}}{4} \right)^n + a_2 \left( \frac{1 - \sqrt{5}}{4} \right)^n \\ F2_n &= \quad \quad b_1 \left( \frac{1 + \sqrt{5}}{4} \right)^n + b_2 \left( \frac{1 - \sqrt{5}}{4} \right)^n \\ F3_n &= \quad \quad e_1 \left( \frac{1 + \sqrt{5}}{4} \right)^n + e_2 \left( \frac{1 - \sqrt{5}}{4} \right)^n \\ \Phi 1_n &= 1 + c_1 \left( \frac{1 + \sqrt{5}}{4} \right)^n + c_2 \left( \frac{1 - \sqrt{5}}{4} \right)^n \\ \Phi 2_n &= \quad \quad d_1 \left( \frac{1 + \sqrt{5}}{4} \right)^n + d_2 \left( \frac{1 - \sqrt{5}}{4} \right)^n \\ \Phi 3_n &= \quad \quad g_1 \left( \frac{1 + \sqrt{5}}{4} \right)^n + g_2 \left( \frac{1 - \sqrt{5}}{4} \right)^n.\end{aligned}$$

Si nous supposons  $\lambda_1 = 1$ ,  $\lambda_2 = 0$ , nous obtenons les solutions valables dans le cas d'homogamie gamétique d'isoaction stricte.

$$\begin{aligned}F1_n &= 1 + a_1 \left( \frac{1}{2} \right)^n \\ F2_n &= \quad \quad b_1 \left( \frac{1}{2} \right)^n \\ F3_n &= \quad \quad e_1 \left( \frac{1}{2} \right)^n\end{aligned}$$

avec  $a_1 + b_1 = e_1 = 0$

$$\begin{aligned}\Phi 1_n &= 1 + c_1 \left( \frac{1}{2} \right)^n \\ \Phi 2_n &= \quad \quad d_1 \left( \frac{1}{2} \right)^n \\ \Phi 3_n &= \quad \quad g_1 \left( \frac{1}{2} \right)^n\end{aligned}$$

avec  $c_1 + d_1 + g_1 = 0$ .

Si nous supposons  $\lambda_1 = 0$ ,  $\lambda_2 = 1$ , nous obtenons les solutions valables dans le cas d'homogamie gamétique d'hétéroaction stricte.

$$F1_n = a_1 \left( \frac{1}{2} \right)^n$$

$$F2_n = 1 + b_1 \left( \frac{1}{2} \right)^n$$

$$F3_n = e_1 \left( \frac{1}{2} \right)^n$$

avec  $a_1 + b_1 + e_1 = 0$

$$\Phi1_n = c_1 \left( \frac{1}{2} \right)^n$$

$$\Phi2_n = 1 + d_1 \left( \frac{1}{2} \right)^n$$

$$\Phi3_n = g_1 \left( \frac{1}{2} \right)^n$$

avec  $c_1 + d_1 + g_1 = 0$ .

## V. — HOMOGAMIE GAMÉTIQUE D'ISOACTION AVEC BÊTA-MUTATION

Nous avons précédemment étudié et analysé la notion de mutation (M. Gillois, 1965) et montré que les bêta-mutations rompaient seulement les relations d'identité. Lorsque deux gènes sont identiques toute bêta-mutation entraîne leur indépendance en même temps que leur non-identité. Nous conservons par ailleurs le même modèle mathématique que celui du paragraphe IV.

Deux gènes homologues d'un zygote H de la génération  $n + 1$  sont absolument dépendants isoactifs (isocontraints)

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement homogame des gamètes dont la probabilité est  $\lambda_1$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de la dépendance absolue isoactive (isocontrainte) des deux gènes est 1;

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement panmictique des gamètes dont la probabilité est  $1 - \lambda$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de la dépendance absolue isoactive (isocontrainte) est :

$$\Phi1_n (1 - v)^2$$

$$F1_{n+1} = \lambda_1 + (1 - \lambda) \Phi1_n (1 - v)^2.$$

Deux gènes homologues d'un zygote H de la génération  $n + 1$  sont absolument dépendants hétéroactifs (hétérocontraints)

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement homogame des gamètes dont la probabilité est  $\lambda_2$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de la dépendance absolue hétéroactive (hétérocontrainte) est 1;

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement panmictique des gamètes dont la probabilité est  $1 - \lambda$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de la dépendance absolue hétéroactive (hétérocontrainte) est :

$$\Phi 2_n(1 - v)^2 \\ F2_{n+1} = \lambda_2 + (1 - \lambda)\Phi 2_n(1 - v)^2.$$

Deux gènes homologues d'un zygote H de la génération  $n + 1$  sont indépendants (non-contraints) parce que ce zygote est issu d'un appariement panmictique des gamètes dont la probabilité est  $1 - \lambda$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'indépendance (non-contrainte) est :

$$\Phi 1_n[2(1 - v)v + v^2] + \Phi 2_n[2(1 - v)v + v^2] + \Phi 3_n \\ F3_{n+1} = (1 - \lambda)[(\Phi 1_n + \Phi 2_n)[2(1 - v)v + v^2] + \Phi 3_n].$$

Deux gènes homologues, l'un pris au hasard dans un zygote I, l'autre pris au hasard dans un zygote J sont absolument dépendants isoactifs (iso-contraints)

— soit parce que ces deux gènes proviennent d'un même zygote parent commun à I et à J, avec une probabilité  $1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance isoactive (isocontrainte) des deux gènes est :

$$\left[ \frac{1}{2} + \frac{1}{2} F1_n \right] (1 - v)^2$$

— soit parce que ces deux gènes proviennent de deux zygotes avec une probabilité  $1 - 1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance isoactive (isocontrainte) des deux gènes est :

$$\Phi 1_{n+1} = \frac{1}{N} \left[ \frac{1}{2} + \frac{1}{2} F1_n \right] (1 - v)^2 + \left( 1 - \frac{1}{N} \right) \Phi 1_n (1 - v)^2.$$

Deux gènes homologues, l'un pris au hasard dans un zygote I, l'autre pris au hasard dans un zygote J, sont absolument dépendants hétéroactifs (hétérocontraints)

— soit parce que ces deux gènes proviennent d'un même zygote parent commun à I et à J avec la probabilité  $1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance hétéroactive (hétérocontrainte) des deux gènes est :

$$\frac{1}{2} F_{2n} (1 - v)^2$$

— soit parce que ces deux gènes proviennent de deux zygotes avec la probabilité  $1 - 1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance hétéroactive (hétérocontrainte) des deux gènes est :

$$\Phi_{2n} (1 - v)^2$$

$$\Phi_{2n+1} = \frac{1}{2} F_{2n} (1 - v)^2 + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \Phi_{2n} (1 - v)^2.$$

Deux gènes homologues, l'un pris au hasard dans un zygote I, l'autre pris au hasard dans un zygote J, sont indépendants

— soit parce que ces deux gènes proviennent d'un même zygote, parent commun à I et à J, avec la probabilité  $1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'indépendance (non contrainte) entre les deux gènes est

$$\left[ \frac{1}{2} + \frac{1}{2} F_{1n} + \frac{1}{2} F_{2n} \right] [2(1 - v)v + v^2] + F_{3n}$$

— soit parce que ces deux gènes proviennent de deux zygotes, avec la probabilité  $1 - 1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'indépendance (non-contrainte) des deux gènes est  $\Phi_{3n} + [2(1 - v)v + v^2] [\Phi_{1n} + \Phi_{2n}]$

$$\Phi_{3n+1} = \frac{1}{N} \left[ \left[ \frac{1}{2} + \frac{1}{2} F_{1n} + \frac{1}{2} F_{2n} \right] [2(1 - v)v + v^2] + \frac{1}{2} F_{3n} \right] \\ + (1 - 1/N) [\Phi_{3n} + [2(1 - v)v + v^2] [\Phi_{1n} + \Phi_{2n}]].$$

Les équations aux différences finies sont les suivantes :

$$F_{1n+1} = \lambda_1 + (1 - \lambda_1 - \lambda_2) \Phi_{1n} (1 - v)^2$$

$$F_{2n+1} = \lambda_2 + (1 - \lambda_1 - \lambda_2) \Phi_{2n} (1 - v)^2$$

$$F_{3n+1} = + (1 - \lambda_1 - \lambda_2) [(\Phi_{1n} + \Phi_{2n}) (2(1 - v)v + v^2) + \Phi_{3n}]$$

$$\Phi_{1n+1} = \frac{1}{N} \left[ \frac{1}{2} + \frac{1}{2} F_{1n} \right] (1 - v)^2 + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \Phi_{1n} (1 - v)^2$$

$$\Phi_{2n+1} = \frac{1}{N} \frac{1}{2} F_{2n} (1 - v)^2 + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \Phi_{2n} (1 - v)^2$$

$$\begin{aligned}\Phi 3_{n+1} = & \frac{1}{N} \left[ \left[ \frac{1}{2} + \frac{1}{2} F1_n + \frac{1}{2} F2_n \right] [2(1-v)v + v^2] + F3_n \right] \\ & + \left( 1 - \frac{1}{N} \right) [[\Phi 1_n + \Phi 2_n] [2(1-v)v + v^2] + \Phi 3_n].\end{aligned}$$

Ces équations se répartissent en trois systèmes matriciels aux différences finies :

$$\begin{array}{c} \left| \begin{array}{cc} D & -(1-\lambda_1-\lambda_2)(1-v)^2 \\ -\frac{(1-v)^2}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-v)^2 \end{array} \right| * \left| \begin{array}{c} F1_n \\ \Phi 1_n \end{array} \right| = \left| \begin{array}{c} \lambda_1 \\ \frac{(1-v)^2}{2N} \end{array} \right| \\ \left| \begin{array}{cc} D & -(1-\lambda_1-\lambda_2)(1-v)^2 \\ -\frac{(1-v)^2}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-v)^2 \end{array} \right| * \left| \begin{array}{c} F2_n \\ \Phi 2_n \end{array} \right| = \left| \begin{array}{c} \lambda_2 \\ 0 \end{array} \right| \\ \left| \begin{array}{cc} D & -(1-\lambda_1-\lambda_2) \\ -\frac{1}{2N} D - \left(1 - \frac{1}{N}\right) & \end{array} \right| * \left| \begin{array}{c} F3_n \\ \Phi 3_n \end{array} \right| = \left| \begin{array}{c} +(1-\lambda_1-\lambda_2)[2(1-v)v+v^2][\Phi 1_n+\Phi 2_n] \\ +\frac{1}{2N}[2(1-v)v+v^2][1+F1_n+F2_n] \\ +\left(1 - \frac{1}{N}\right)[2(1-v)v+v^2][\Phi 1_n+\Phi 2_n] \end{array} \right| \end{array}$$

Si nous négligeons les termes en  $v^2$ , nous obtenons les systèmes approchés suivants :

$$\begin{array}{c} \left| \begin{array}{cc} D & -(1-\lambda_1-\lambda_2)(1-2v) \\ -\frac{1-2v}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-2v) \end{array} \right| * \left| \begin{array}{c} F1_n \\ \Phi 1_n \end{array} \right| = \left| \begin{array}{c} \lambda_1 \\ \frac{1-2v}{2N} \end{array} \right| \\ \left| \begin{array}{cc} D & -(1-\lambda_1-\lambda_2)(1-2v) \\ -\frac{1-2v}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-2v) \end{array} \right| * \left| \begin{array}{c} F2_n \\ \Phi 2_n \end{array} \right| = \left| \begin{array}{c} \lambda_2 \\ 0 \end{array} \right| \\ \left| \begin{array}{cc} D & -(1-\lambda_1-\lambda_2) \\ -\frac{1}{2N} D - \left(1 - \frac{1}{N}\right) & \end{array} \right| * \left| \begin{array}{c} F3_n \\ \Phi 3_n \end{array} \right| = \left| \begin{array}{c} (1-\lambda_1-\lambda_2)2v(\Phi 1_n+\Phi 2_n) \\ \frac{2v}{2N}(1+F1_n+F2_n)+\left(1 - \frac{1}{N}\right)2v(\Phi 1_n+\Phi 2_n) \end{array} \right| \end{array}$$

— *Solution du premier système.*

\* Recherche des solutions particulières.

L'équation caractéristique associée  $\Psi(D)$  est la suivante :

$$\psi(D) = D^2 - D \left(1 - \frac{1}{N}\right)(1-2v) - \frac{(1-2v)^2}{2N}(1-\lambda_1-\lambda_2).$$

Cette équation admet deux racines  $r_1$  et  $r_2$  :

$$r_1 = (1 - 2v) \left( 1 - \frac{1 + \lambda_1 + \lambda_2}{2N} \right)$$

$$r_2 = (1 - 2v) \left( \frac{-1 + \lambda_1 + \lambda_2}{2N} \right).$$

Les solutions particulières sont de la forme :

$$F1_n = a_1 r_1^n + a_2 r_2^n$$

$$\Phi 1_n = d_1 r_1^n + d_2 r_2^n$$

équations dans lesquelles  $a_1, a_2, d_1, d_2$  sont des constantes dépendantes des conditions à l'origine.

\* Recherche des solutions indépendantes de  $n$  :  
celles-ci s'obtiennent en posant  $D = 1$ , elles sont :

$$F1 \simeq \frac{1 + \lambda_1 - \lambda_2 + \lambda_1 4vN}{1 + \lambda_1 + \lambda_2 + 4vN}$$

$$\Phi 1 \simeq \frac{1 + \lambda_1}{1 + \lambda_1 + \lambda_2 + 4vN}.$$

Les solutions générales de ce système sont :

$$F1_n = \frac{1 + \lambda_1 - \lambda_2 + \lambda_1 4vN}{1 + \lambda_1 + \lambda_2 + 4vN} + a_1 r_1^n + a_2 r_2^n$$

$$\Phi 1_n = \frac{1 + \lambda_1}{1 + \lambda_1 + \lambda_2 + 4vN} + d_1 r_1^n + d_2 r_2^n.$$

— *Solution du second système.*

Il est évident que les solutions particulières sont de la même forme que celles du système précédent puisque les matrices de passage sont identiques.

Ces solutions particulières sont :

$$F2_n = b_1 r_1^n + b_2 r_2^n$$

$$\Phi 2_n = e_1 r_1^n + e_2 r_2^n$$

Solutions dans lesquelles  $b_1, b_2, e_1, e_2$  sont des constantes dépendantes des conditions à l'origine.

Les solutions indépendantes de  $n$  s'obtiennent en posant  $D = 1$ , elles sont :

$$F2 \simeq \frac{2\lambda_2 + \lambda_1 4vN}{1 + \lambda_1 + \lambda_2 + 4vN}$$

$$\Phi 2 \simeq \frac{\lambda_2}{1 + \lambda_1 + \lambda_2 + 4vN}.$$

Les solutions générales de ce système sont :

$$F2_n = \frac{2\lambda_2 + \lambda_1 4vN}{1 + \lambda_1 + \lambda_2 + 4vN} + b_1 r_1^n + b_2 r_2^n$$

$$\Phi 2_n = \frac{\lambda_2}{1 + \lambda_1 + \lambda_2 + 4vN} + e_1 r_1^n + e_2 r_2^n$$

— *Solution du troisième système.*

L'équation caractéristique associée  $\Psi(D)$  est la suivante :

$$\psi(D) = D^2 - D \left( 1 - \frac{1}{N} \right) - \frac{1 - \lambda_1 - \lambda_2}{2N}.$$

Elle admet deux racines qui sont :

$$r_3 \simeq 1 - \frac{1 + \lambda_1 + \lambda_2}{2N}$$

$$r_4 \simeq - \frac{1 - \lambda_1 - \lambda_2}{2N}.$$

Les solutions particulières obtenues en tenant compte des termes fonction de  $n$  appartenant au second membre de l'équation matricielle sont :

$$F3_n = c_1 r_1^n + c_2 r_2^n + c_3 r_3^n + c_4 r_4^n$$

$$\Phi 3_n = f_1 r_1^n + f_2 r_2^n + f_3 r_3^n + f_4 r_4^n$$

solutions dans lesquelles  $c_1, c_2, c_3, c_4, f_1, f_2, f_3, f_4$  sont des constantes dépendantes des conditions à l'origine.

L'étude de l'équation matricielle dont le second membre est réduit à ses termes constants permet en posant  $D = 1$ , de déterminer les solutions indépendantes de  $n$ . Ces dernières sont :

$$F3 \simeq \frac{(1 - \lambda_1 - \lambda_2) 4vN}{1 + \lambda_1 + \lambda_2 + 4vN}$$

$$\Phi 3 \simeq \frac{4vN}{1 + \lambda_1 + \lambda_2 + 4vN}$$

Les solutions générales sont donc :

$$F3_n = \frac{(1 - \lambda_1 - \lambda_2) 4vN}{1 + \lambda_1 + \lambda_2 + 4vN} + c_1 r_1^n + c_2 r_2^n + c_3 r_3^n + c_4 r_4^n$$

$$\Phi3_n = \frac{4vN}{1 + \lambda_1 + \lambda_2 + 4vN} + f_1 r_1^n + f_2 r_2^n + f_3 r_3^n + f_4 r_4^n$$

Dans tous les cas  $F1_n + F2_n + F3_n = 1$ ,  $\Phi1_n + \Phi2_n + \Phi3_n = 1$ , en conséquence, les constantes  $c_3$ ,  $c_4$ ,  $f_3$ ,  $f_4$  sont toujours nulles.

## VI. — HOMOGAMIE ZYGOTIQUE GÉNOTYPIQUE

Le schéma de cette population est le même que celui du paragraphe III. Soit  $\lambda$  la probabilité d'un appariement zygotique homogame, les zygotes s'accouplant ayant le même génotype; la probabilité complémentaire  $1 - \lambda$  est celle d'un accouplement panmictique.

Deux gènes homologues d'un zygote H de la génération  $n + 1$  sont absolument dépendants isoactifs (isocontraints)

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement homogame des zygotes dont la probabilité est  $\lambda$  et dans ce cas la probabilité de la dépendance isoactive (isocontrainte) est  $P_n + (1/2)2Q_n + R_n$ ;

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement panmictique des zygotes dont la probabilité est  $1 - \lambda$  et dans ce cas la probabilité de la dépendance isoactive (isocontrainte) est  $\Phi1_n$

$$F1_{n+1} = \lambda(P_n + Q_n + R_n) + (1 - \lambda)\Phi1_n.$$

Deux gènes homologues d'un zygote H de la génération  $n + 1$  sont absolument dépendants hétéroactifs (hétérocontraints)

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement homogame des zygotes dont la probabilité est  $\lambda$  et dans ce cas la probabilité de la dépendance hétéroactive (hétérocontrainte) est  $(1/2)2Q_n$ ;

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement panmictique des zygotes dont la probabilité est  $1 - \lambda$  et dans ce cas la probabilité de la dépendance hétéroactive (hétérocontrainte) est  $\Phi2_n$

$$F2_{n+1} = \lambda Q_n + (1 - \lambda)\Phi2_n.$$

Deux gènes homologues d'un même zygote H de la génération  $n + 1$  sont absolument indépendants (non-contraints) parce qu'ils proviennent d'un

appariement panmictique des zygotes, dont la probabilité est  $1 - \lambda$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'indépendance (non-contrainte) est  $\Phi 3_n$

$$F3_{n+1} = (1 - \lambda)\Phi 3_n.$$

Deux gènes homologues, l'un pris au hasard dans un zygote I, l'autre pris au hasard dans un zygote J, sont absolument dépendants isoactifs (isocontraints) ;

— soit parce que ces deux gènes homologues proviennent d'un même zygote, parent commun à I et à J, avec une probabilité  $1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance isoactive (iso-contrainte) des deux gènes est :

$$\frac{1}{2} + \frac{1}{2} F1_n;$$

— soit parce que ces deux gènes homologues proviennent de deux zygotes avec une probabilité  $1 - 1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance isoactive (isocontrainte) des deux gènes est :

$$\Phi 1_n$$

$$\Phi 1_n = \frac{1}{N} \left( \frac{1}{2} + \frac{1}{2} F1_n \right) + \left( 1 - \frac{1}{N} \right) \Phi 1_n.$$

Deux gènes homologues, l'un pris au hasard dans un zygote I, l'autre pris au hasard dans un zygote J, sont absolument dépendants hétéroactifs (hétérocontraints) ;

— soit parce que ces deux gènes homologues proviennent d'un même zygote parent commun à I et à J, avec une probabilité  $1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance hétéroactive (hétéro-contrainte) des deux gènes est  $(1/2) F2_n$  ;

— soit parce que ces deux gènes homologues proviennent de deux zygotes avec une probabilité  $1 - 1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance hétéroactive (hétérocontrainte) est  $\Phi 2_n$

$$\Phi 2_{n+1} = \frac{1}{N} \frac{1}{2} F2_n + \left( 1 - \frac{1}{N} \right) \Phi 2_n.$$

Deux gènes homologues, l'un pris au hasard dans un zygote I, l'autre pris au hasard dans un zygote J, sont indépendants (non-contraints)

— soit parce que ces deux gènes homologues proviennent d'un même zygote, parent commun à I et à J, avec la probabilité 1/N et dans ce cas la probabilité de l'indépendance (non-contrainte) des deux gènes est 1/2 F3<sub>n</sub>;

— soit parce que ces deux gènes homologues proviennent de deux zygotes avec une probabilité 1 - 1/N et dans ce cas la probabilité de l'indépendance (non-contrainte) des deux gènes est Φ3<sub>n</sub>

$$\Phi3_{n+1} = \frac{1}{N} \frac{1}{2} F3_n + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \Phi3_n.$$

Les équations de passage aux différences finies sont les suivantes :

$$F1_{n+1} = \lambda[P_n + Q_n + R_n] + (1 - \lambda)\Phi1_n$$

$$F2_{n+1} = \lambda Q_n + (1 - \lambda)\Phi2_n$$

$$F3_{n+1} = + (1 - \lambda)\Phi3_n$$

$$\Phi1_{n+1} = \frac{1}{N} \left( \frac{1}{2} + \frac{1}{2} F1_n \right) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \Phi1_n$$

$$\Phi2_{n+1} = \frac{1}{N} \frac{1}{2} F2_n + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \Phi2_n$$

$$\Phi3_{n+1} = \frac{1}{N} \frac{1}{2} F3_n + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \Phi3_n.$$

Nous avons par ailleurs les relations suivantes :

$$P_n + Q_n + R_n = F1_n + \frac{1}{2} F2_n + F3_n (1 - pq)$$

$$Q_n = \frac{1}{2} F2_n + F3_n - pq$$

d'où les nouvelles équations de passage pour F1 et F2.

$$F1_{n+1} = \lambda F1_n + \frac{\lambda}{2} F2_n + \lambda F3_n (1 - pq) + (1 - \lambda)\Phi1_n$$

$$F2_{n+1} = \frac{\lambda}{2} F2_n + \lambda F3_n - pq + (1 - \lambda)\Phi2_n$$

Ces équations aux différences finies peuvent être réécrites sous la forme de trois équations matricielles :

$$\begin{vmatrix} D & -(1 - \lambda) \\ -\frac{1}{2N} & D - 1 + \frac{1}{N} \end{vmatrix} * \begin{vmatrix} F3_n \\ \Phi3_n \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 0 \\ 0 \end{vmatrix}$$

$$\begin{array}{l} \left| \begin{array}{cc} D - \frac{\lambda}{2} & -(1 - \lambda) \\ -\frac{1}{2N} & D - 1 + \frac{1}{N} \end{array} \right| * \left| \begin{array}{c} F2_n \\ \Phi2_n \end{array} \right| = \left| \begin{array}{c} \lambda pq F3_n \\ 0 \end{array} \right| \\ \left| \begin{array}{cc} D - \lambda & -(1 - \lambda) \\ -\frac{1}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right) \end{array} \right| * \left| \begin{array}{c} F1_n \\ \Phi1_n \end{array} \right| = \left| \begin{array}{c} \frac{\lambda}{2} F2_n + (1 - pq) F3_n \\ \frac{1}{2N} \end{array} \right| \end{array}$$

### 1. Solution de la première équation matricielle.

L'équation caractéristique  $\Psi(D)$  associée à la matrice de passage est :

$$\psi(D) = D^2 - D\left(1 - \frac{1}{N}\right) - \frac{1 - \lambda}{2N}.$$

Elle a pour racines approchées :

$$r_1 \simeq 1 - \frac{1 + \lambda}{2N}$$

$$r_2 \simeq -\frac{1 - \lambda}{2N}.$$

Les solutions sont :

$$F3_n = c_1 r_1^n + c_2 r_2^n$$

$$\Phi3_n = f_1 r_1^n + f_2 r_2^n.$$

Les coefficients  $c_1, c_2, f_1, f_2$  sont des constantes qui dépendent des conditions à l'origine.

Les solutions indépendantes de  $n$  sont  $F3 = 0$  et  $\Phi3 = 0$ .

Si nous supposons que les conditions à l'origine sont telles que  $F3_0 = 1$  et que  $\Phi3_0 = 1$ , les constantes  $c_1, c_2, f_1, f_2$  prennent les valeurs suivantes que nous calculons :

$$F3_0 = 1 = c_1 r_1^0 + c_2 r_2^0 = c_1 + c_2$$

$$F3_1 = (1 - \lambda) \Phi3_0 = c_1 r_1^1 + c_2 r_2^1 = c_1 r_1 + c_2 r_2$$

$$F3_1 = (1 - \lambda) \Phi3_0 = (1 - \lambda)$$

car

$$\Phi3_0 = 1.$$

Nous obtenons un système de deux équations à résoudre dont les inconnues sont  $c_1$  et  $c_2$ ,

$$1 = c_1 + c_2$$

$$1 - \lambda = c_1 r_1 + c_2 r_2.$$

Les solutions sont :

$$c_1 = \frac{-(1 + 2N)(1 - \lambda)}{2(\lambda - N)}$$

$$c_2 = \frac{1 + \lambda - \lambda 2N}{2\lambda - 2N}$$

$$\Phi 3_0 = 1 = f_1 r_1^0 + f_2 r_2^0 = f_1 + f_2$$

$$\Phi 3_1 = \frac{1}{2N} F 3_0 + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \Phi 3_0 = \frac{1}{2N} + 1 - \frac{1}{N} = f_1 r_1^1 + f_2 r_2^1.$$

Nous obtenons un système de deux équations à résoudre dont les inconnues sont  $f_1$  et  $f_2$  :

$$1 = f_1 + f_2$$

$$1 - \frac{1}{2N} = f_1 r_1 + f_2 r_2.$$

Les solutions sont :

$$f_1 = \frac{-N}{\lambda - N}$$

$$f_2 = \frac{\lambda}{\lambda - N}.$$

Étude de quelques cas particuliers :

a)  $N$ , l'effectif génétique tend vers l'infini.

Les paramètres des solutions prennent alors les valeurs suivantes :

$$r_1 = 1 \quad c_1 = 1 - \lambda \quad f_1 = 1$$

$$r_2 = 0 \quad c_2 = \lambda \quad f_2 = 0.$$

Nous avons alors les solutions :

$$F 3 = (1 - \lambda)1^n + 0^n$$

si  $n = 0$

$$F 3_0 = 1 - \lambda + \lambda = 1$$

si  $n = 0$

$$F 3_n = 1 - \lambda$$

$\Phi 3_n = 1, 1^n = 1$ , c'est une constante.

b)  $\lambda = 1$ , ce qui est le cas de l'homogamie stricte.

Les paramètres des solutions prennent les valeurs suivantes :

$$\begin{aligned} r_1 &= 1 - \frac{1}{N} & c_1 &= 0 & f_1 &= \frac{-N}{1-N} \\ r_2 &= 0 & c_2 &= 1 & f_2 &= \frac{+1}{1-N}, \end{aligned}$$

Nous avons alors les solutions :

$$F3_n = 1(0)^0$$

d'où

$$\begin{aligned} F3_0 &= 1 \\ F3_n &= 0 \quad \text{pour } n > 0 \\ \Phi3_n &= \frac{-N}{1-N} \left(1 - \frac{1}{N}\right)^n + \frac{1}{1-N} 0^n \\ \text{si } n = 0 \quad \Phi3_0 &= \frac{1-N}{1-N} = 1 \\ \text{si } n > 0 \quad \Phi3_n &= \frac{-N}{1-N} \left(1 - \frac{1}{N}\right)^n. \end{aligned}$$

## 2. Solution de la deuxième équation matricielle.

Il s'agit de l'équation matricielle suivante :

$$\begin{vmatrix} D - \frac{\lambda}{2} & -(1 - \lambda) \\ -\frac{1}{2N} & D - 1 + \frac{1}{N} \end{vmatrix} * \begin{vmatrix} F2_n \\ \Phi2_n \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} \lambda pq F3_n \\ 0 \end{vmatrix}$$

L'équation caractéristique  $\Psi(D)$  associée à la matrice de passage est :

$$\Psi(D) = D^2 - D \left(1 - \frac{1}{N} + \frac{\lambda}{2N}\right) - \frac{1}{2} \left(\frac{1}{N} - \lambda\right).$$

Elle a pour racines approchées :

$$\begin{aligned} r_3 &= \frac{1}{2} \left[1 - \frac{1}{N} + \frac{\lambda}{2} + \sqrt{\left(1 - \frac{\lambda}{2}\right)^2 - \frac{\lambda}{N}}\right] \\ r_4 &= \frac{1}{2} \left[1 - \frac{1}{N} + \frac{\lambda}{2} - \sqrt{\left(1 - \frac{\lambda}{2}\right)^2 - \frac{\lambda}{N}}\right]. \end{aligned}$$

Les solutions particulières, obtenues sans considérer le second membre de l'équation matricielle sont :

$$F2_n = b_3 r_3^n + b_4 r_4^n$$

$$\Phi2_n = d_3 r_3^n + d_4 r_4^n.$$

Les coefficients  $b_3$ ,  $b_4$ ,  $d_3$ ,  $d_4$  étant des constantes dépendantes des conditions à l'origine.

L'équation matricielle est de la forme  $AY_n = B$ .

$$CAY_n = \Psi(D)IY_n = CB$$

$I$  étant la matrice unité d'ordre 2.

La solution de l'équation matricielle

$$\Psi(D)IY_n = CB = \mathcal{B}$$

est celle d'un système de deux équations aux différences finies indépendantes.

Les calculs sont les suivants :

$$AY_n = B$$

$$\begin{vmatrix} D - \frac{\lambda}{2} & -(1 - \lambda) \\ -\frac{1}{2N} & D - 1 + \frac{1}{N} \end{vmatrix} * \begin{vmatrix} F2_n \\ \Phi2_n \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} \lambda pq F3_n \\ 0 \end{vmatrix}$$

$$CA = \Psi(D)I$$

$$\begin{vmatrix} D - \left(1 - \frac{1}{N}\right) & +1 - \lambda \\ +\frac{1}{2N} & D - \frac{\lambda}{2} \end{vmatrix} * \begin{vmatrix} D - \frac{\lambda}{2} & -1 + \lambda \\ -\frac{1}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right) \end{vmatrix} = \psi(D) \begin{vmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{vmatrix}$$

$$CB = \mathcal{B}$$

$$\begin{vmatrix} D - 1 + \frac{1}{N} & 1 - \lambda \\ +\frac{1}{2N} & D - \frac{\lambda}{2} \end{vmatrix} * \begin{vmatrix} pq F3_n \\ 0 \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} \lambda pq F3_{n+1} - \left(1 - \frac{1}{N}\right) \lambda pq F3_n \\ \frac{\lambda pq}{2N} F3_n \end{vmatrix}$$

Les deux équations aux différences finies indépendantes sont :

$$\psi(D) F2_n = \lambda pq F3_{n+1} - \left(1 - \frac{1}{N}\right) \lambda pq F3_n$$

$$\psi(D) \Phi2_n = \frac{\lambda pq}{2N} F3_n.$$

Ces expressions s'écrivent aussi :

$$\begin{aligned}\psi(D) F2_n &= \lambda pq c_1 \left( r_1 - 1 + \frac{1}{N} \right) r_1^n + \lambda pq c_2 \left( r_2 - 1 + \frac{1}{N} \right) r_2^n, \\ \psi(D) \Phi2_n &= \frac{\lambda pq}{2N} c_1 r_1^n + \frac{\lambda pq}{2N} c_2 r_2^n.\end{aligned}$$

Les solutions générales sont donc les suivantes :

$$\begin{aligned}F2_n &= \frac{\left( r_1 - 1 + \frac{1}{N} \right) \lambda pq c_1}{\psi(D = r_1)} r_1^n + \frac{\left( r_2 - 1 + \frac{1}{N} \right) \lambda pq c_2}{\psi(D = r_2)} r_2^n + b_3 r_3^n + b_4 r_4^n \\ \Phi2_n &= \frac{\lambda pq c_1}{2N \psi(D = r_1)} r_1^n + \frac{\lambda pq c_2}{2N \psi(D = r_2)} r_2^n + e_3 r_3^n + e_4 r_4^n.\end{aligned}$$

Expressions plus maniables sous les formes suivantes :

$$\begin{aligned}F2_n &= b_1 r_1^n + b_2 r_2^n + b_3 r_3^n + b_4 r_4^n \\ \Phi2_n &= e_1 r_1^n + e_2 r_2^n + e_3 r_3^n + e_4 r_4^n.\end{aligned}$$

Les coefficients  $b_1, b_2, b_3, b_4, e_1, e_2, e_3, e_4$  sont des constantes qui dépendent des conditions à l'origine.

Étude de quelques cas particuliers :

a) Si l'effectif génétique tend vers l'infini.

Les paramètres des solutions ont alors les valeurs suivantes :

$$r_1 = 1 \quad c_1 = 1 - \lambda$$

$$r_2 = 0 \quad c_2 = \lambda$$

$$r_3 = 1$$

$$r_4 = \frac{\lambda}{2}$$

$$\frac{\left( r_1 - 1 + \frac{1}{N} \right) \lambda pq c_1}{\psi(D = r_1)} = -2(1 - \lambda)pq$$

$$\frac{\left( r_2 - 1 + \frac{1}{N} \right) \lambda pq c_2}{\psi(D = r_2)} = -2\lambda pq$$

$$\frac{\lambda pq c_1}{2N \psi(D = r_1)} = \frac{\lambda(1 - \lambda)pq}{1 - \lambda + \lambda N} = 0$$

$$\frac{\lambda pq c_2}{2N \psi(D = r_2)} = \frac{-\lambda^2 pq}{1 - \lambda N} = 0$$

Les solutions pour des conditions à l'origine, quelconques autres que  $F3_n = \Phi3_n = 0$  sont donc :

$$F2_n = -2(1-\lambda)pq r_1^n - 2\lambda pq r_2^n + b_3 r_3^n + b_4 r_4^n$$

$$\Phi2_n = +e_3 r_3^n + e_4 r_4^n.$$

En supposant de plus que  $F2_0 = \Phi2_0 = 0$ , nous pouvons déterminer les coefficients.

Calculons les coefficients  $b_3$  et  $b_4$  en supposant de plus que  $F2_0 = 0$

$$F2_0 = 0 = -2(1-\lambda)pq - 2\lambda pq + b_3 + b_4$$

$$F2_1 = \lambda pq = -2(1-\lambda)qp + b_3 + b_4 \frac{\lambda}{2}.$$

Les solutions de ce système sont :

$$b_3 = 4pq \frac{1-\lambda}{2-\lambda}$$

$$b_4 = \frac{2\lambda pq}{2-\lambda}.$$

La solution générale s'écrit donc :

$$F2_n = \frac{2pq(1-\lambda)\lambda}{2-\lambda} (1)^n - 2\lambda pq (0)^n + \frac{2\lambda pq}{2-\lambda} \left(\frac{\lambda}{2}\right)^n.$$

Si  $n$  tend vers l'infini,  $F2 = \frac{2pq(1-\lambda)\lambda}{2-\lambda}$ .

Dans ce cas la probabilité *a priori* qu'un zygote tiré au hasard dans la population soit de génotype  $Aa$  est :

$$P(Aa) = F2 + F3 2pq$$

$$P(Aa) = 2pq \frac{1-\lambda}{2-\lambda} + (1-\lambda)2pq$$

d'où

$$P(Aa) = 4pq \frac{1-\lambda}{2-\lambda}.$$

Ce résultat est depuis longtemps classique, mais il avait été obtenu par des voies beaucoup moins puissantes puisque le raisonnement, supposant que la population était d'effectif infini, établissait une récurrence de la fréquence des hétérozygotes.

Si de plus  $\lambda = 0$ , cas de la panmixie, la limite de  $F_2$  est 0, et celle de  $P(aA)$  est  $2pq$ .

Calculons les coefficients  $e_3$  et  $e_4$  en supposant que  $\Phi_{20} = 0$ .

$$\Phi_{20} = 0 = \lambda pq + e_3 + e_4$$

$$\Phi_{21} = 0 = \lambda pq + e_3 + e_4 \left(\frac{1}{2}\right).$$

Les solutions de ce système sont :

$$e_3 = -\lambda pq$$

$$e_4 = 0.$$

En conséquence :

$$\Phi_{2n} = pq \cdot 1^n - pq \cdot 1^n = 0$$

$\Phi_{2n}$  est donc toujours nul.

b)  $\lambda = 1$ , cas d'une homogamie stricte.

Les paramètres des solutions ont alors les valeurs suivantes

$$r_1 = 1 - \frac{1}{N} \quad c_1 = 0$$

$$r_2 = 0 \quad c_2 = 1$$

$$r_3 = 1 - \frac{1}{N}$$

$$r_4 = \frac{1}{2}$$

$$\frac{\left(r_1 - 1 + \frac{1}{N}\right)\lambda pq c_1}{\psi(D = r_1)} = 0$$

$$\frac{\left(r_2 - 1 + \frac{1}{N}\right)\lambda pq c_2}{\psi(D = r_2)} = -2\lambda pq$$

$$\frac{\lambda pq f_2}{2N\psi(D = r_1)} = 0$$

$$\frac{\lambda pq f_1}{2N\psi(D = r_2)} = \frac{-\lambda pq}{(1 - N)}.$$

Les solutions, pour des conditions à l'origine quelconque autres que  $F3_0 = \Phi3_0 = 0$  sont donc :

$$F2_n = -2pqr_2^n + b_3r_3^n + b_4r_4^n$$

$$\Phi2_n = -\frac{pq}{(1-N)}r_2^n + e_3r_3^n - e_4r_4^n.$$

Calculons les coefficients  $b_3$  et  $b_4$  en supposant de plus que  $F2_0 = 0$ .

$$F2_0 = -2pq + b_3 + b_4$$

$$F2_1 = pq = b_3\left(1 - \frac{1}{N}\right) + b_4\left(\frac{1}{2}\right).$$

Les solutions de ce système sont :

$$b_3 = 0$$

$$b_4 = 2pq.$$

La solution générale s'écrit dans ces conditions :

$$F2_n = -2pq(0^n) + 2pq\left(\frac{1}{2}\right)^n.$$

Remarquons que les racines  $r_1$  et  $r_3$  (égales à  $1 - \frac{1}{N}$ ) qui dépendent des effectifs génétiques ont dans ces conditions des coefficients  $b_1$  et  $b_3$  nuls. Ceci est dû au fait que  $F2_0 = 0$ .

Mais si nous supposons que  $F2_0$  est différent de 0,  $b_3$  et  $b_4$  ont pour valeur :

$$b_3 = 2\left(F2_1 - \frac{1}{2}F2_0 - pq\right)\left(1 - \frac{2}{N}\right) - 1$$

$$b_4 = F2_0 + 2pq - b_3.$$

Dans ce cas la racine  $r_3$ , dépendante de l'effectif génétique, n'a pas de coefficient nul.

Calculons les coefficients  $e_3$  et  $e_4$  en supposant de plus que

$$\Phi2_0 = 0$$

$$\Phi2_0 = \frac{-pq}{(1-N)} + e_3 + e_4 = 0$$

$$\Phi2_1 = \left(1 - \frac{1}{N}\right)e_3 + \left(\frac{1}{2}\right)e_4 = 0.$$

Les solutions de ce système sont :

$$e_3 = \frac{-Npq}{(1-N)(N-2)}$$

$$e_4 = \frac{pq(2N-2)}{(1-N)(N-2)}.$$

La solution générale s'écrit dans ces conditions :

$$\begin{aligned} \Phi 2_n = & -\frac{pq}{(1-N)}(0)^n - \frac{2Npq}{(1-N)(N-2)}\left(1-\frac{1}{N}\right)^n \\ & + \frac{pq(2N-2)}{(1-N)(N-2)}\left(\frac{1}{2}\right)^n. \end{aligned}$$

Lorsque  $n$  tend vers l'infini la valeur asymptotique atteinte par  $\Phi 2$  est 0, dans une population d'effectif limité, l'homogamie stricte crée une dépendance hétéroactive entre les gènes, cette dépendance hétéroactive disparaît avec le temps.

### 3. Solution de la troisième équation matricielle.

Nous avons déjà obtenu les solutions de  $F2_n$ , de  $F3_n$ , de  $\Phi 2_n$ , de  $\Phi 3_n$ , aussi il est simple d'obtenir celle de  $F1_n$  et celle de  $\Phi 1_n$  en écrivant :

$$F1_n = 1 - F2_n - F3_n$$

$$\Phi 1_n = 1 - \Phi 2_n - \Phi 3_n.$$

Néanmoins nous rechercherons ces solutions indépendamment afin de souligner l'unité de notre écriture.

$$\begin{vmatrix} D & -(1-\lambda) & | & F1_n \\ -\frac{1}{2N} & D-1+\frac{1}{N} & | & \Phi 1_n \end{vmatrix}^* = \begin{vmatrix} \frac{\lambda}{2} F2_n + \lambda(1-pq) F3_n & | & 1 \\ 2N & | & \end{vmatrix}$$

L'équation caractéristique  $\Psi(D)$  associée à la matrice de passage est :

$$\psi(D) = D^2 - D\left(1 + \lambda - \frac{1}{N}\right) + \lambda - \frac{\lambda}{2N} - \frac{1}{2N}.$$

Les deux racines de cette équation sont

$$r_5 = 1 - \frac{1}{2N}$$

$$r_6 = \lambda - \frac{1}{2N}.$$

Les solutions particulières obtenues sans considérer le second membre de l'équation matricielle sont :

$$F1_n = a_5 r_5^n + a_6 r_6^n$$

$$\Phi 1_n = d_5 r_5^n + d_6 r_6^n.$$

Les coefficients  $a_5, a_6, d_5, d_6$  sont des constantes dépendantes des conditions à l'origine.

Cherchons d'autres solutions particulières en tenant compte du second membre de l'équation matricielle.

Elle est de la forme  $AY_n = B$ , calculons une matrice  $C$  telle que

$$CAY_n = \Psi(D)IY_n = CB = \mathcal{B}$$

$I$  étant la matrice unité d'ordre 2. Les calculs correspondants sont les suivants :

$$AY_n = B$$

$$\begin{vmatrix} D - \lambda & -(1 - \lambda) \\ -\frac{1}{2N} & D - 1\left(-\frac{1}{N}\right) \end{vmatrix} * \begin{vmatrix} F1_n \\ \Phi 1_n \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} \frac{\lambda}{2} F2_n + (1 - pq) F3_n \\ \frac{1}{2N} \end{vmatrix}$$

$$CA = \Psi(D)I$$

$$\begin{vmatrix} D - \left(1 - \frac{1}{N}\right) & +(1 - \lambda) \\ +\frac{1}{2N} & D - \lambda \end{vmatrix} * \begin{vmatrix} D - \lambda & -(1 - \lambda) \\ -\frac{1}{2N} & D - \left(1 - \frac{1}{N}\right) \end{vmatrix} = \psi(D) \begin{vmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{vmatrix}$$

$$CB = \mathcal{B}$$

$$\begin{vmatrix} D - \left(1 - \frac{1}{N}\right) & +(1 - \lambda) \\ +\frac{1}{2N} & D - \lambda \end{vmatrix} * \begin{vmatrix} \frac{\lambda}{2} F2_n + (1 - pq) F3_n \\ \frac{1}{2N} \end{vmatrix}$$

$$= \begin{vmatrix} +\frac{1-\lambda}{2N} + \frac{\lambda}{2} F2_{n+1} - \left(1 - \frac{1}{N}\right) F2_n + \lambda(1 - pq) F3_{n+1} - \left(1 - \frac{1}{N}\right) F3_n \\ +\frac{1-\lambda}{2N} + \frac{\lambda}{4N} F2_n + \frac{\lambda(1 - pq)}{2N} F3_n \end{vmatrix}$$

Rappelons les solutions générales de  $F2_n$  et de  $F3_n$  :

$$F2_n = b_1 r_1^n + b_2 r_2^n + b_3 r_3^n + b_4 r_4^n$$

$$F3_n = c_1 r_1^n + c_2 r_2^n.$$

Les deux équations aux différences finies indépendantes s'écrivent donc :

$$\begin{aligned}\psi(D) F1_n &= \frac{\lambda}{2} [b_1 + 2(1 - qp)c_1](r_1 - 1 + (1/N))r_1^n \\ &+ \frac{\lambda}{2} [b_2 + 2(1 - pq)c_2](r_2 - 1 + (1/N))r_2^n \\ &+ \lambda(1/2)b_3(r_3 - 1 + (1/N))r_3^n \\ &+ \lambda(1/2)b_4(r_4 - 1 + (1/N))r_4^n \\ &+ \frac{1 - \lambda}{2N}.\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\psi(D)\Phi1_n &= \lambda(1/4N)(b_1 + (1 - pq)2c_1)r_1^n \\ &+ \lambda(1/4N)(b_2 + (1 - pq)2c_2)r_2^n \\ &+ (\lambda/4N)b_3r_3^n \\ &+ (\lambda/4N)b_4r_4^n \\ &+ \frac{1 - \lambda}{2N}.\end{aligned}$$

Les solutions particulières obtenues en considérant les termes constants des seconds membres sont indépendantes de  $n$  :

$$\psi(D) F1_n = \frac{1 - \lambda}{2N}$$

$$\psi(D)\Phi1_n = \frac{1 - \lambda}{2N}.$$

En posant  $D = 1$ , il vient :

$$F1_n = 1$$

$$\Phi1_n = 1.$$

Les solutions générales obtenues en considérant les termes des seconds membres sont :

$$\begin{aligned}F1_n &= 1 + \frac{\lambda[b_1 + 2(1 - pq)c_1][r_1 - 1 + (1/N)]}{2\psi(D = r_1)}r_1^n \\ &+ \frac{\lambda[b_2 + 2(1 - pq)c_2][r_2 - 1 + (1/N)]}{2\psi(D = r_2)}r_2^n \\ &+ \frac{\lambda b_3(r_3 - 1 + (1/N))}{2\psi(D = r_3)}r_3^n \\ &+ \frac{\lambda b_4(r_4 - 1 + (1/N))}{2\psi(D = r_4)}r_4^n + a_5r_5^n + a_6r_6^n.\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\Phi 1_n = 1 &+ \frac{\lambda[b_1 + 2(1-pq)c_1]}{4N\psi(D=r_1)} r_1^n \\ &+ \frac{\lambda[b_2 + 2(1-pq)c_2]}{4N\psi(D=r_2)} r_2^n \\ &+ \frac{\lambda b_3}{4N\psi(D=r_3)} r_3^n \\ &+ \frac{\lambda b_4}{4N\psi(D=r_4)} r_4^n + d_5 r_5^n + d_6 r_6^n.\end{aligned}$$

Remarquons que les coefficients  $a_5$ ,  $a_6$ ,  $d_5$ ,  $d_6$  sont nuls pour toutes les valeurs de  $\lambda$ .

## VII. — HOMOGAMIE ZYGOTIQUE PHÉNOTYPIQUE

Le schéma de cette population est le même que celui du paragraphe III. Soit  $\lambda$  la probabilité d'un appariement panmictique homogame — les zygotes s'accouplant ayant le même phénotype —; la probabilité complémentaire  $1 - \lambda$  est celle d'un accouplement panmictique.

Deux gènes homologues d'un zygote H de la génération  $n + 1$  sont absolument dépendants isoactifs (isocontraints)

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement homogame des zygotes dont la probabilité est  $\lambda$  et que dans ce cas la probabilité conditionnelle de la dépendance isoactive (isocontrainte) des deux gènes homologues est <sup>(1)</sup> :

$$\frac{P_n^2 + P_n 2Q_n + 2Q_n^2}{P_n + 2Q_n} + R_n$$

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement panmictique des zygotes dont la probabilité est  $1 - \lambda$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de la dépendance isoactive (isocontrainte) des deux gènes homologues est  $\Phi 1_n$ .

$$F 1_{n+1} = \lambda \left[ \frac{P_n^2 + P_n 2Q_n + 2Q_n^2}{P_n + 2Q_n} + R_n \right] + (1 - \lambda) \Phi 1_n.$$

Deux gènes homologues d'un zygote H de la génération  $n + 1$  sont absolument indépendants hétéroactifs (hétérocontraints)

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement homogame des zygotes dont la probabilité est  $\lambda$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle

<sup>(1)</sup> En première approximation.

de la dépendance hétéroactive (hétérocontrainte) des deux gènes homologues est :

$$\frac{P_n 2Q_n + 2Q_n^2}{P_n + 2Q_n};$$

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement panmictique des zygotes dont la probabilité est  $1 - \lambda$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de la dépendance hétéroactive (hétérocontrainte) des deux gènes homologues est  $\Phi 2_n$ .

$$F2_n = \lambda \frac{P_n 2Q_n + 2Q_n Q_n}{P_n + 2Q_n} + (1 - \lambda) \Phi 2_n.$$

Deux gènes homologues d'un zygote H de la génération  $n + 1$  sont indépendants (non-contraints) parce qu'ils proviennent d'un appariement panmictique des zygotes, dont la probabilité est  $1 - \lambda$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'indépendance (non-contrainte) est  $\Phi 3_n$ .

$$F3_n = (1 - \lambda) \Phi 3_n.$$

Deux gènes homologues, l'un pris au hasard dans un zygote I, l'autre pris au hasard dans un zygote J sont absolument dépendants isoactifs (iso-contraints)

— soit parce que ces deux gènes homologues proviennent d'un même zygote, parent commun à I et à J, avec une probabilité  $1/N$  et que dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance isoactive (iso-contrainte) des deux gènes est :

$$\frac{1}{2} + \frac{1}{2} F1_n;$$

— soit parce que ces deux gènes homologues proviennent de deux zygotes avec une probabilité  $1 - (1/N)$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance isoactive (isocontrainte) des deux gènes est :  $\Phi 1_n$ .

$$\Phi 1_{n+1} = \frac{1}{N} \left( \frac{1}{2} + \frac{1}{2} F1_n \right) + \left( 1 - \frac{1}{N} \right) \Phi 1_n.$$

Deux gènes homologues, l'un pris au hasard dans un zygote I, l'autre pris au hasard dans un zygote J sont absolument dépendants hétéroactifs (hétérocontraints)

— soit parce que ces deux gènes homologues proviennent d'un même zygote, parent commun à I et à J, avec une probabilité  $1/N$  et dans ce cas

la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance hétéroactive (hétérocontrainte) des deux gènes est  $(1/2)F2_n$ ;

— soit parce que ces deux gènes proviennent de deux zygotes avec une probabilité  $1 - (1/N)$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'absolue dépendance hétéroactive (hétérocontrainte) est  $\Phi2_n$ .

$$\Phi2_{n+1} = \frac{1}{2N} F2_n + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \Phi2_n.$$

Deux gènes homologues, l'un pris au hasard dans un zygote I, l'autre pris au hasard dans un zygote J, sont indépendants (non-contraints)

— soit parce que ces deux gènes homologues proviennent d'un même zygote, parent commun à I et à J, avec la probabilité  $1/N$  et dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'indépendance (non-contrainte) des deux gènes est

$$\frac{1}{2} F3_n;$$

— soit parce que ces deux gènes homologues proviennent de deux zygotes avec une probabilité  $1 - (1/N)$  et que dans ce cas la probabilité conditionnelle de l'indépendance (non-contrainte) est  $\Phi3_n$ .

$$\Phi3_{n+1} = \frac{1}{2N} F3_n + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \Phi3_n.$$

Nous avons par ailleurs les relations complémentaires suivantes :

$$P_n = F1_n p + F3_n p^2$$

$$2Q_n = F2_n + F3_n 2pq$$

$$R_n = F1_n q + F3_n q^2$$

$P_n$ ,  $2Q_n$ ,  $R_n$  sont les probabilités *a priori* qu'un zygote pris au hasard à la génération  $n$  soit de génotype (AA), (Aa) ou (aa).

$p$  et  $q$  sont les probabilités *a priori* attachées aux deux classes d'isoaction.

$$p = P_0 + \frac{1}{2} 2Q_0$$

$$q = \frac{1}{2} 2Q_0 + R_0.$$

Le système d'équations aux différences finies, non linéaires, qui décrit l'évolution de la population est donc :

$$\begin{aligned}
 F1_{n+1} &= \lambda \left[ \frac{P_n^2 + P_n 2Q_n + 2Q_n^2}{P_n + 2Q_n} + R_n \right] + (1 - \lambda) \Phi 1_n \\
 F2_{n+1} &= \lambda \left[ \frac{P_n 2Q_n + 2Q_n^2}{P_n + 2Q_n} \right] + (1 - \lambda) \Phi 2_n \\
 F3_{n+1} &= (1 - \lambda) \Phi 3_n \\
 \Phi 1_{n+1} &= \frac{1}{N} \left( \frac{1}{2} + \frac{1}{2} F1_n \right) + \left( 1 - \frac{1}{N} \right) \Phi 1_n \\
 \Phi 2_{n+1} &= \frac{1}{2N} F2_n + \left( 1 - \frac{1}{N} \right) \Phi 2_n \\
 \Phi 3_{n+1} &= \frac{1}{2N} F3_n + \left( 1 - \frac{1}{N} \right) \Phi 3_n.
 \end{aligned}$$

La solution générale de ce système non linéaire ne peut pas être obtenue par des moyens aussi simples que pour les modèles précédents. Le système formé par  $F3_n$  et  $\Phi 3_n$  est indépendant des autres variables et est linéaire, il est donc soluble simplement. Puis nous chercherons les valeurs d'équilibre asymptotique de  $F1$ ,  $F2$ ,  $\Phi 1$ ,  $\Phi 2$  et donnerons une solution approchée.

### 1. Solution du système linéaire en $F3$ et $\Phi 3$ .

Les équations de passage sont :

$$\begin{aligned}
 F3_{n+1} &= (1 - \lambda) \Phi 3_n \\
 \Phi 3_{n+1} &= \left( \frac{1}{2N} \right) F3_n + \left( 1 - \frac{1}{N} \right) \Phi 3_n.
 \end{aligned}$$

Leur écriture matricielle est la suivante :

$$\begin{vmatrix} D & -(1 - \lambda) \\ -\frac{1}{2N} & D - 1 + \frac{1}{N} \end{vmatrix} * \begin{vmatrix} F3_n \\ \Phi 3_n \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 0 \\ 0 \end{vmatrix}$$

L'équation caractéristique  $\Psi(D)$  associée à la matrice de passage est :

$$\psi(D) = D^2 - D \left( 1 - \frac{1}{N} \right) - \frac{1 - \lambda}{2N}.$$

Cette équation admet deux racines :

$$r_1 = 1 - \frac{1 - \lambda}{2N}$$

$$r_2 = -\frac{1 - \lambda}{2N}.$$

Les solutions sont

$$F3_n = c_1 r_1^n + c_2 r_2^n$$

$$\Phi 3_n = f_1 r_1^n + f_2 r_2^n.$$

Ce sont les mêmes solutions que dans le cas de l'homogamie zygotique génotypique.

Si l'effectif génétique N tend vers l'infini

$$F3_n = 1 - \lambda \text{ (pour } n \neq 0, \text{ quand } F3_0 = 1\text{)}$$

$$\Phi 3_n = 1 \text{ (pour } n \neq 0, \text{ quand } \Phi 2_0 = 1\text{).}$$

Si  $\lambda = 1$ , cas de l'homogamie stricte,

$$F3_n = 0 \text{ (pour } n \neq 0, \text{ quand } F3_0 = 1\text{).}$$

$$\Phi 3_n = \frac{-N}{1-N} \left(1 - \frac{1}{N}\right)^n + \frac{1}{1-N} 0^n.$$

Si de plus N tend vers l'infini,  $\Phi 3_n = 0$  (pour  $n \neq 0$ , quand  $\Phi 3_0 = 1$ ).

## 2. Solution du système dans le cas d'une population d'effectif infini et d'homogamie stricte.

Il est impossible de donner aux équations de passage de  $F1_n$  et de  $F2_n$  une forme plus appropriée <sup>(1)</sup> :

$$F1_{n+1} = \lambda \left[ 1 - \frac{2pQ_n}{p + Q_n} \right] + (1 - \lambda)\Phi 1_n$$

$$F2_{n+1} = \lambda \left[ \frac{2pQ_n}{p + Q_n} \right] + (1 - \lambda)\Phi 2_n$$

Si la population est d'effectif infini et soumise à une homogamie stricte,  $F3_n = 0$  (pour tout  $n \neq 0$ , quand  $F3_0 = 1$ ).

---

(1) On suppose être suffisamment proche du point d'équilibre pour que

$$p_{n+1} = P_{n+} Q_n = p_n$$

En conséquence nous pouvons écrire pour tout  $n \neq 0$  et sans tenir compte de la restriction précédente :

$$P_n = F1_n p_n$$

$$2Q_n = F2_n$$

$$R_n = F1_n q_n$$

$$F2_n = 1 - F1_n.$$

Par ailleurs si  $\Phi1_0 = 0$ ,  $\Phi2_0 = 0$ ,  $\Phi3_0 = 1$ , les valeurs de  $F1_n$ ,  $F2_n$ ,  $\Phi3_n$  sont pour tout  $n \neq 0$  :  $\Phi1_n = 0$ ,  $\Phi2_n = 0$ ,  $\Phi3_n = 1$ .

Nous obtenons alors la récurrence valable pour  $n \neq 0$  :

$$F2_{n+1} = F2_n \frac{2p}{2p + F2_n}$$

$$F2_1 = \frac{2pQ_0}{p + Q_0}, \quad \text{or} \quad 2Q_0 = 2pq \quad \text{d'où} \quad F2_1 = \frac{1 + q}{2pq}.$$

La solution de cette récurrence est :

$$F2_n = F2_1 \frac{2p}{2p + (n - 1)F2_1}$$

or, dans les conditions initiales imposées

$$F2_1 = \frac{2pq}{1 + q} \quad \text{d'où} \quad F2_n = \frac{2pq}{1 + nq}.$$

Dès que  $n \neq 0$ , la probabilité *a priori* qu'un zygote soit de génotype  $Aa$  est

$$P(Aa) = 2Q_n = F2_n = \frac{2pq}{1 + nq}.$$

Les hétérozygotes sont éliminés.

### 3. Solution du système dans le cas d'une population d'effectif infini et d'homogamie partielle.

Nous avons déjà vu que dans ce cas  $F3_n = 1 - \lambda$ , pour toutes les valeurs de  $n$  différentes de 0. De plus, si  $\Phi3_0 = 1$ ,  $\Phi2_0 = 0$ .

Nous avons donc la récurrence suivante :

$$F2_{n+1} = \lambda \frac{2pQ_n}{p + Q_n}$$

or

$$2Q_n = F2_n + F3_n 2pq$$

et en rappelant que  $F3_n = 1 - \lambda$ , d'où

$$F2_{n+1} = 2p\lambda \left[ \frac{F2_n + (1 - \lambda)2pq}{2p + F2_n + (1 - \lambda)2pq} \right].$$

La valeur d'équilibre de  $F2$  est la racine nulle, positive, inférieure ou égale à 1 de l'équation suivante :

$$F2^2 + F2(2p)(1 + (1 - \lambda)q - \lambda) - (1 - \lambda)4p^2q$$

ou bien

$$F2^2 + F2(2p)(1 + q)(1 - \lambda) - (1 - \lambda)4p^2q.$$

Il est donc possible de calculer toutes les valeurs d'équilibre des coefficients de dépendance. Si le coefficient d'indépendance  $F3$  a une valeur d'équilibre indépendante des probabilités des classes d'isoaction, il n'en est pas de même des autres coefficients de dépendance  $\Phi 2$  et  $\Phi 1$ .

Introduisons la variable auxiliaire par la relation suivante :

$$2Q_n = 2pq(1 - w_n).$$

Il vient :

$$2Q_n = F2_n + F3_n 2pq = 2pq(1 - w_n)$$

d'où

$$F2_n = 2pq(\lambda - w)$$

dans le cas qui nous intéresse, puisque  $F3_n = 1 - \lambda$ .

En portant cette nouvelle variable dans la récurrence de  $F2$  nous obtenons une nouvelle récurrence :

$$w_{n+1} = \frac{1 - p(1 - w_n)}{1 + q(1 - w_n)}.$$

La valeur d'équilibre de  $w$  est la racine nulle, positive inférieure ou égale à 1 de l'équation suivante :

$$qw^2 + w(\lambda p - 1 - q) + q\lambda = 0.$$

Or, dans les livres didactiques classiques (voir Ph. L'Héritier, *Traité de génétique*, 1954, t. II, p. 401) cette variable auxiliaire est introduite comme étant le coefficient de corrélation gamétique.

#### 4. Coefficient de corrélation gamétique et variable auxiliaire.

Soit deux gamètes I et J qui s'unissent pour former un zygote H. Soient deux gènes homologues pris au hasard l'un dans le gamète I, l'autre dans le gamète J. Attachons au premier gène la variable aléatoire X et au second gène la variable aléatoire  $X^*$ . Les variables aléatoires génétiques ont les

mêmes définitions que celles que nous avons déjà utilisées dans le cas de biallélisme (M. Gillois, 1964 et 1965).

$$\begin{aligned} E(X) &= E(X^*) = 0 \\ COV(XX^*) &= E(XX^*) \\ VAR(X) &= VAR(X^*) = E(X^2) = ps^2 + qt^2 \\ COV(XX^*) &= F1E_1(XX^*) + F2E_2(XX^*) + F3E_3(XX^*) \end{aligned}$$

avec

$$\begin{aligned} E_1(XX^*) &= E(X^2) \\ E_2(XX^*) &= st = -E(X^2) \\ E_3(XX^*) &= p^2s^2 + 2pqst + q^2t^2 = 0 \\ COV(XX^*) &= (F1 - F2)E(X^2) \end{aligned}$$

d'où l'expression de la corrélation gamétique :

$$r_n = F1_n - F2_n.$$

Dans une population dont tous les gènes homologues seraient absolument dépendants (isocontraints) la corrélation gamétique est égale à 1; dans une population dont tous les gènes homologues seraient absolument dépendants hétéroactifs (hétérocontraints) la corrélation gamétique est égale à -1. Rappelons qu'il s'agit d'une population dans laquelle il existe deux classes d'isoacation.

La variable auxiliaire peut s'exprimer en fonction de  $F2_n$

$$W_n = \lambda - \frac{F2_n}{2pq}.$$

La comparaison de ces deux expressions montre que la variable auxiliaire des études classiques n'est pas la corrélation gamétique

$$\begin{aligned} r_n &= \lambda - 2F2_n \\ w_n &= \lambda - \frac{F2_n}{2qp} \end{aligned}$$

ces deux quantités ne sont égales que pour  $p = q = (1/2)$ .

### 5. Solution du système dans le cas quelconque.

La résolution d'équations aux différences finies non linéaires reste très délicate, aussi nous nous bornerons à donner un exemple de calcul dans deux cas.

Il est facile de montrer que les solutions indépendantes de  $n$  en supposant que  $N$  n'est pas infini sont :

$$\begin{aligned} F1 &= 1 \\ F2 &= 0 \\ F3 &= 0 \end{aligned}$$

$$\Phi_1 = 1$$

$$\Phi_2 = 0$$

$$\Phi_3 = 0.$$

TABLEAU I  
( $N_1 = 2$ ,  $N_2 = 5$ ,  $p = 0,2$ ,  $\lambda = 0,0$ ).

<i>n</i>	F1	F2	F3	$\Phi_1$	$\Phi_2$	$\Phi_3$	P	2Q	R
0	0,000	0,000	1,000	0,000	0,000	1,000	0,040	0,320	0,640
1	0,000	0,000	1,000	0,087	0,000	0,912	0,040	0,320	0,640
2	0,087	0,000	0,912	0,159	0,000	0,840	0,054	0,292	0,654
3	0,159	0,000	0,840	0,226	0,000	0,773	0,065	0,268	0,665
4	0,226	0,000	0,773	0,288	0,000	0,771	0,076	0,247	0,676
5	0,288	0,000	0,711	0,345	0,000	0,654	0,086	0,227	0,686
6	0,345	0,000	0,654	0,397	0,000	0,602	0,095	0,209	0,695
7	0,397	0,000	0,602	0,445	0,000	0,554	0,103	0,192	0,703
8	0,445	0,000	0,554	0,490	0,000	0,509	0,111	0,177	0,711
9	0,490	0,000	0,509	0,530	0,000	0,469	0,118	0,163	0,718
10	0,530	0,000	0,469	0,568	0,000	0,434	0,124	0,150	0,724
11	0,568	0,000	0,431	0,602	0,000	0,397	0,130	0,138	0,730
12	0,602	0,000	0,397	0,634	0,000	0,365	0,136	0,127	0,736
13	0,634	0,000	0,365	0,663	0,000	0,336	0,141	0,117	0,741
14	0,663	0,000	0,336	0,690	0,000	0,309	0,146	0,107	0,746
15	0,690	0,000	0,309	0,715	0,000	0,284	0,150	0,098	0,750
$\infty$	1,000	0,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0,200	0,000	0,800

TABLEAU II  
( $N_1 = 2$ ,  $N_2 = 5$ ,  $p = 0,2$ ,  $\lambda = 0,1$ ).

<i>n</i>	F1	F2	F3	$\Phi_1$	$\Phi_2$	$\Phi_3$	P	2Q	R
0	0,000	0,000	1,000	0,000	0,000	1,000	0,040	0,320	0,640
1	0,080	0,018	0,900	0,087	0,000	0,913	0,052	0,306	0,640
2	0,157	0,017	0,821	0,166	0,001	0,831	0,064	0,280	0,652
3	0,229	0,018	0,748	0,239	0,028	0,758	0,076	0,257	0,662
4	0,294	0,018	0,682	0,304	0,004	0,690	0,086	0,236	0,671
5	0,353	0,018	0,622	0,364	0,005	0,630	0,095	0,217	0,680
6	0,410	0,019	0,567	0,419	0,005	0,573	0,104	0,200	0,688
7	0,456	0,018	0,516	0,469	0,006	0,523	0,112	0,184	0,695
8	0,500	0,018	0,470	0,514	0,007	0,477	0,119	0,169	0,702
9	0,541	0,018	0,423	0,555	0,007	0,434	0,125	0,155	0,704
10	0,578	0,018	0,391	0,593	0,007	0,396	0,131	0,143	0,713
11	0,612	0,017	0,356	0,627	0,007	0,361	0,137	0,131	0,718
12	0,643	0,017	0,325	0,659	0,008	0,329	0,142	0,121	0,722
13	0,671	0,016	0,296	0,687	0,008	0,300	0,146	0,111	0,726
14	0,697	0,016	0,270	0,713	0,008	0,275	0,150	0,102	0,720
15	0,720	0,015	0,246	0,740	0,008	0,249	0,154	0,094	0,734
$\infty$	1,000	0,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0,200	0,000	0,800

## VIII. — CONCLUSION

Les relations de dépendance entre gènes homologues que nous avons définies (M. Gillois, 1965) permettent une étude exhaustive des populations d'effectif limité et soumises à des appariements homogames.

Le cas de l'homogamie zygotique phénotypique présente quelques difficultés mathématiques puisque l'évolution de la population est décrite par un système non linéaire d'équations aux différences finies. Dans tous les autres cas d'homogamie l'évolution de la population est décrite par un système linéaire d'équations aux différences finies.

L'introduction de coefficients de dépendance d'ordre et de rang supérieur à 2 — c'est-à-dire définis pour des ensembles de gènes homologues comptant plus de deux éléments — permettront l'étude de la corrélation entre apparentés quelconques dans le cas de dominance pour de telles populations.

## IX. — RÉSUMÉ

Il s'agit d'une étude théorique et générale de l'homogamie dans les populations d'effectif limité.

L'homogamie est un mode d'accouplement préférentiel soit des zygotes, soit des gamètes. La conséquence de ces appariements homogames est que deux gènes homologues, portés par deux gamètes qui s'unissent pour former un zygote, sont dépendants.

Les situations de dépendance (isocontrainte, hétérocontrainte, non-contrainte) décrivent tous les états possibles de dépendance entre gènes homologues.

L'évolution des populations d'effectif limité, de rapport des sexes quelconques, soumises à l'homogamie gamétique d'identité, gamétique d'iso-action, zygotique génotypique, se traduit mathématiquement par un système linéaire d'équations aux différences finies.

L'évolution des populations d'effectif limité, de rapport des sexes quelconques, soumises à l'homogamie zygotique phénotypique se traduit mathématiquement par un système non linéaire d'équations aux différences finies.

## BIBLIOGRAPHIE

M. GILLOIS, La relation d'identité en génétique. *Thèse Fac. Sciences*, Paris, 1964, 294 p.

M. GILLOIS, La relation de dépendance en génétique. *Ann. Inst. Henri Poincaré*, sect. B : Calcul des Probabilités et Statistique. Vol II, n° 3, 1966, p. 261-278.

Ph. L'HÉRITIER, *Traité de génétique. La génétique des populations*, t. II, 1954, p. 345-518. Presses Universitaires de France, Paris.

G. MALÉCOT, La consanguinité dans une population limitée. *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. 222, 1946, p. 841-843.

(Manuscrit reçu le 10 janvier 1966).

---