

ANNALES SCIENTIFIQUES  
DE L'UNIVERSITÉ DE CLERMONT-FERRAND 2  
*Série Mathématiques*

MICHEL VILLARD

**Réflexions sur les méthodes de parenté**

*Annales scientifiques de l'Université de Clermont-Ferrand 2*, tome 65, série *Mathématiques*, n° 15 (1977), p. 1-11

[http://www.numdam.org/item?id=ASCFM\\_1977\\_\\_65\\_15\\_1\\_0](http://www.numdam.org/item?id=ASCFM_1977__65_15_1_0)

© Université de Clermont-Ferrand 2, 1977, tous droits réservés.

L'accès aux archives de la revue « *Annales scientifiques de l'Université de Clermont-Ferrand 2* » 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'utilisation de ce modèle permet, par sa simplicité, de pousser beaucoup plus loin le calcul des coefficients de parenté que dans le modèle classique à générations séparées de Wright. Par exemple Michel VILLARD obtient les coefficients  $P_j(t)$ ,  $Q_j(t)$  pour  $j \geq 3$  et surtout, ce qui est tout à fait nouveau et important, les espérances des variables aléatoires  $N_i$ .

Ces notes se terminent par l'étude systématique des coefficients des échantillons d'effectif 1, 2, 3 et 4 avec comme conséquence le calcul de la variance du coefficient  $p_{0,1}^2$ , quantité désignée par "variance du coefficient de parenté" et à laquelle se sont intéressés de nombreux chercheurs.

Au cours d'un séminaire récent, Monsieur le Professeur G. MALECOT, en évoquant la contribution remarquable apportée par Michel VILLARD à la clarification de ces problèmes de génétique mathématique, a souligné combien intéressante et féconde lui paraissait la voie tracée par ce dernier travail.

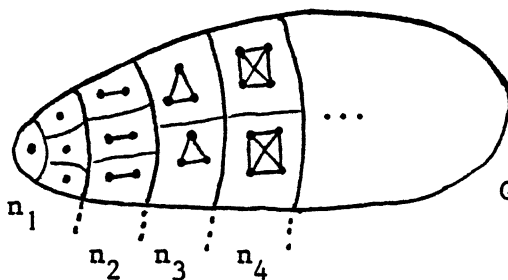
D. SERANT

Octobre 1977

Considérons une population  $G$  de  $2N$  gamètes ; la relation d'identité par descendance pour un locus est une relation d'équivalence qui partitionne  $G$  en classes d'identité ; si on n'individualise pas les gamètes de  $G$ , les liens de parenté dans  $G$  sont entièrement spécifiés par la donnée, pour  $k = 1$  à  $2N$ , du nombre  $n_k$  de classes à  $k$  éléments.

On peut donc identifier la parenté dans  $G$  au vecteur  $n = (n_1, n_2, \dots, n_{2N})$  de coordonnées entières vérifiant bien sûr

$$\sum_1^{2N} k n_k = 2N.$$



Appelons échantillon de taille  $v$  de  $G$  un sous-ensemble  $e \in \mathcal{P}(G)$  tel que  $v = \text{card } e$  et  $E_v$  l'ensemble des échantillons de taille  $v$ .  $\text{Card } E_v = C_{2N}^v$ . La parenté d'un échantillon de taille  $v$  sera désignée par  $s = (s_1, \dots, s_v)$  et  $\mathcal{S}_v = \{(s_1, \dots, s_v) \in \mathbb{N}^v : \sum_1^v s_i = v\}$

Considérons maintenant l'évolution de la population, à tout instant. La parenté est un vecteur aléatoire  $N(\omega) = (N_1(\omega), \dots, N_{2N}(\omega))$  sur l'espace probabilisé  $(\Omega, \mathcal{A}, P)$  représentant l'évolution.

Soit -  $S_v : \Omega \times E_v \rightarrow \mathcal{S}_v$  l'application qui associe à  $(\omega, e_v)$  la parenté de  $e_v$  pour l'état de  $G$  dans la trajectoire  $\omega$ .

-  $\Pi_v$  la probabilité uniforme sur  $(E_v, \mathcal{P}(E_v))$ .

Pour  $v = 1$  à  $2N$  et  $s \in \mathcal{S}_v$  on a :

$$P \otimes \Pi_v \{S_v(\omega, e) = s\} = \int_{\Omega} P(d\omega) \Pi_v \{e \in E_v : S_v(\omega, e) = s\} = E [\Pi_v \{S_v(\omega, \cdot) = s\}],$$

d'autre part :

$$P \otimes \Pi_v \{S_v = s\} = \int_{E_v} \Pi_v(de) P\{S_v(\cdot, e) = s\}.$$

Mais le numérotage des éléments de  $G$  étant arbitraire, la quantité  $P_s^v = P\{S_v(\cdot, e) = s\}$  ne dépend pas de  $e$  dans  $E_v$ .

Alors :

$$P_s^v = P\{S_v(\cdot, e) = s\} = E[\Pi_v\{S_v(\omega, \cdot) = s\}] = E\left[\frac{\text{Card}\{S_v(\omega, \cdot) = s\}}{\text{Card } E_v}\right] = E[p_s^v].$$

\*  $\mathcal{S}_2 = \{(2,0), (0,1)\}$  :

$$\text{Card } E^2(0,1) = \sum_{j=1}^{2N} N_j \frac{j(j-1)}{2}$$

$$\text{Card } E^2(2,0) = C_{2N}^2 - \text{Card } E^2(0,1) = \sum_{j,k=1}^{2N} \frac{1}{2} N_j (N_k - \delta_{jk}) jk$$

\*  $\mathcal{S}_3 = \{(3,0,0), (1,1,0), (0,0,1)\}$  :

$$\text{Card } E^3(0,0,1) = \sum_j N_j \frac{j(j-1)(j-2)}{3!}$$

$$\text{Card } E^3(1,1,0) = \sum_{j,k} N_j (N_k - \delta_{jk}) j \frac{k(k-1)}{2}$$

\*  $\mathcal{S}_4 = \{(4,0,0,0), (3,1,0,0), (1,0,1,0), (0,2,0,0), (0,0,0,1)\}$  :

$$\text{Card } E(0,0,0,1) = \sum_j N_j C_j^4$$

$$\text{Card } E(0,2,0,0) = \frac{1}{2} \sum_{j,k} N_j \frac{j(j-1)}{2} (N_k - \delta_{jk}) \frac{k(k-1)}{2}$$

$$\text{Card } E(1,0,1,0) = \sum_{j,k} N_j j (N_k - \delta_{jk}) C_k^3$$

REMARQUES. - 1) De façon générale si  $|s| = \sum s_i$ ,  $\text{Card } E^v(s)$  est un polynôme de degré  $|s|$  par rapport aux  $N_j$  et  $P_s^v$  fournit une combinaison linéaire des moments d'ordre inférieur ou égal à  $|s|$  de  $N$ .

2) Card  $E^2(0,1)$  est le nombre de liens de parenté dans G.  
 $P_{0,1}^2$  est le coefficient de parenté de G. MALECOT.

Pour  $|s|=1$  si  $v_k = \sum_{j=1}^{2N} N_j C_j^k = \text{Card } E^k(0, \dots, 0, 1)$ . On pose  
 $(v_1 = 2N)$ .

$$\begin{pmatrix} v_1 \\ \vdots \\ v_{2N} \end{pmatrix} = C \begin{pmatrix} N_1 \\ \vdots \\ N_{2N} \end{pmatrix} \quad \text{avec} \quad C = \begin{bmatrix} 1 & C_2^1 & C_3^1 & \dots & C_{2N}^1 \\ & 1 & C_3^2 & & \\ & & 1 & & \\ & & & 1 & C_{2N}^{2N-1} \\ 0 & & & & 1 \end{bmatrix}$$

$$N = C^{-1}v.$$

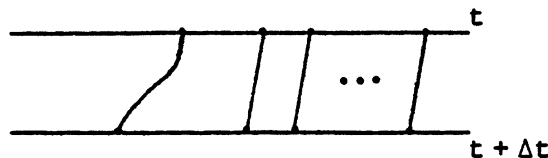
$$E(N) = C^{-1} E(v) = C^{-1} \begin{pmatrix} \vdots \\ C_{2N}^k P_{0, \dots, 0, 1}^{(k)} \\ \vdots \end{pmatrix}$$

Si l'on pose  $C = (C_j^i)$ , alors  $C^{-1} = ((-1)^{i+j} C_j^i)$  et

$$N_i = \sum_{j=i}^{2N} (-1)^{i+j} C_j^i v_j = \sum_{j=i}^{2N} (-1)^{i+j} C_j^i C_{2N}^j p_j, \text{ où } p_j = p_{(0, \dots, 0, 1)}^j$$

MODELE A TEMPS CONTINU.

$P_j(t) = P_{(0, \dots, 0, 1)}^{(j)}$  probabilité d'identité complète d'un échantillon de  $j$  gamètes. Pour  $j = 2, \dots, 2N$  avec  $P_1(t) = 1$ , on a :



$$P_j(t + \Delta t) = (1 - j\mu\Delta t)P_j(t) + j\mu\Delta t(1 - k) \left[ \left(1 - \frac{j-1}{2N}\right)P_j(t) + \frac{j-1}{2N} P_{j-1}(t) \right] + o(\Delta t^2)$$



$X(t) \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} X(\infty)$  tel que  $A X(\infty) + b = 0$ , soit :

$$-2\lambda_1 P_2(\infty) + 2 = 0$$

$$\lambda_{j-1} P_j(\infty) + (j-1) P_{j-1}(\infty) = 0, \quad j = 3, \dots, 2N.$$

D'où 
$$P_j(\infty) = \frac{(j-1)!}{\lambda_1 \times \lambda_2 \cdots \times \lambda_{j-1}} = \frac{\Gamma(j) \cdot \Gamma(\lambda_1)}{\Gamma(\lambda_1 + j - 1)}, \quad j = 2, \dots, 2N.$$

Avec  $X'_j(t) = X_j(t) - P_j(\infty)$ ,  $\frac{dX'}{dt} = AX \Rightarrow X(t) = H e^{At}$

$$P_j(t) - P_j(\infty) = \sum_{k=2}^j C_k(j) e^{-k\lambda_{k-1}t}, \quad j = 2, 3, \dots, 2N.$$

$$\sum_{k=2}^j C_k(j) = P_j(0) - P_j(\infty), \quad j = 2, \dots, 2N.$$

En particulier le coefficient de parenté est :

$$P_2(t) = P_2(\infty) + [P_2(0) - P_2(\infty)] e^{-2\lambda_1 t}$$

avec

$$P_2(\infty) = \frac{1}{\lambda_1} = \frac{1}{1 + \frac{2N}{1-k}}$$

Soit  $v^{(k)} = (v_2^k, \dots, v_{2N}^k)$ ,  $k = 2, \dots, 2N$  le vecteur propre associé à la valeur propre  $k \cdot \lambda_{k-1}$ .

$$v_2^k, \dots, v_{k-1}^k = 0, \quad v_k^k \text{ arbitraire.}$$

$$j(j-1)v_{j-1}^k = (j\lambda_{j-1} - k\lambda_{k-1})v_j^k = (j-k)\lambda_{k+j-1} v_j^k, \quad j = k+1, \dots, 2N$$

$$\begin{aligned} v_j^k &= \frac{j(j-1)}{(j-k)\lambda_{k+j-1}} v_{j-1}^k = \frac{j(j-1)^2(j-2)^2 \dots (k+1)^2 v_k^k}{(j-k)(j-k-1) \dots 1 \cdot \lambda_{k+j-1} \cdot \lambda_{k+j-2} \dots \lambda_{2k}} \\ &= \frac{j!}{(j-k)!k!} \frac{(j-1)!}{(k-1)!} \frac{v_k^k}{(\lambda_{2k} + j - k + 1) \dots (\lambda_{2k} + 1)\lambda_{2k}} = \frac{j!(j-1)!}{(j-k)!k!(k-1)!} \frac{\Gamma(\lambda_{2k})}{\Gamma(\lambda_{2k} + j - k)} v_k^k \end{aligned}$$



$$v_j^k = \frac{j!(j-1)!}{(j-k)!k!(k-1)!(j-k-1)!} \frac{\Gamma(\lambda_{2k})\Gamma(j-k)}{\Gamma(\lambda_{2k}+j-k)} v_k^k$$

$$v_j^k = C_j^k C_{j-1}^k \frac{\Gamma(\lambda_{2k})\Gamma(j-k)}{\Gamma(\lambda_{2k}+j-k)} v_k^k, \quad j = k+1, k+2, \dots, 2N.$$

$$P_j^!(t) = \sum_{k=2}^j v_j^k e^{-k\lambda_{k-1}t}, \quad j = 2, 3, \dots, 2N$$

$$v_i = \sum_{j=i}^{2N} C_j^i N_j \quad (v_1 = 2N), \quad i = 1, \dots, 2N$$

$$N_i = \sum_{j=i}^{2N} (-1)^{i+j} C_j^i v_j$$

$$E(N_i) = \sum_{j=i}^{2N} (-1)^{i+j} C_j^i E(v_j) = \sum_{j=i}^{2N} (-1)^{i+j} C_j^i C_{2N}^j P_j = (-1)^i C_{2N}^i \sum_{j=i}^{2N} (-1)^j C_{2N-i}^{j-i} P_j$$

$$i = 1, \dots, 2N.$$

$$E(N_i) = C_{2N}^i \sum_{\ell=0}^{2N-i} (-1)^\ell C_{2N-i}^\ell P_{i+\ell}, \quad i = 1, \dots, 2N.$$

$$\sum_{i=1}^{2N} N_i = \text{nombre de classes :}$$

$$E\left(\sum_{i=1}^{2N} N_i\right) = \sum_{i=1}^{2N} \sum_{j=i}^{2N} (-1)^{i+j} C_j^i C_{2N}^j P_j = \sum_{j=1}^{2N} (-1)^j C_{2N}^j P_j \left(\sum_{i=1}^j (-1)^i C_j^i\right) = \sum_{j=1}^{2N} (-1)^{j-1} C_{2N}^j P_j.$$

$$E\left(\sum_{i=1}^{2N} N_i(t)\right) \xrightarrow[t \rightarrow +\infty]{} 2N - \sum_{j=2}^{2N} (-1)^j C_{2N}^j \frac{(j-1)!}{(1+m)(2+m)\dots(j-1+m)} \quad \text{où } m = \frac{2N-k}{1-k}.$$

$$P_{j,0,\dots,0}^{(j)}(t + \Delta t) = (1 - j\mu\Delta t)P_{j,0,\dots,0}^{(j)}(t) + j\mu\Delta t \left\{ k P_{j-1,0,\dots,0}^{(j-1)}(t) + (1-k) \left(1 - \frac{j-1}{2N}\right) P_{j,0,\dots,0}^{(j)}(t) \right\} + o(\Delta t^2)$$

$$\frac{dP_{j,0,\dots,0}^{(j)}}{dt} = -j\mu \left[ 1 - (1-k) \left(1 - \frac{j-1}{2N}\right) \right] P_{j,0,\dots,0}^{(j)}(t) + j\mu k P_{j-1,0,\dots,0}^{(j-1)}(t)$$

$$\frac{2N}{\mu(1-k)} \frac{dP_{j,0,\dots,0}^{(j)}}{dt} = -j\lambda_{j-1} P_{j,0,\dots,0}^{(j)}(t) + j \frac{2N k}{1-k} P_{j-1,0,\dots,0}^{(j-1)}(t)$$

En changeant l'échelle de temps et avec  $Q_j(t) = P_{j,0,\dots,0}^{(j)}(t)$

$$\frac{dQ_j}{dt} = -j\lambda_{j-1} Q_j(t) + m_j Q_{j-1}(t), \quad j = 2, 3, 4, \dots, 2N \quad \text{avec} \quad \begin{cases} m = \frac{2N k}{1-k} \\ \lambda_j = j + m \\ Q_1(t) = 1 \end{cases}$$

$$Q_j(\infty) = \frac{m}{\lambda_{j-1}} Q_{j-1}(\infty) = \frac{m^{j-1}}{\lambda_{j-1} \times \lambda_{j-2} \times \dots \times \lambda_1} = \frac{m^{j-1}}{(j-1)!} P_j(\infty)$$

$$j = 1, 2, \dots, 2N.$$

$$Q_2(t) = Q_2(\infty) + [Q_2(0) - Q_2(\infty)] e^{-2\lambda_1 t} = 1 - P_2(t)$$

$$Q_3(t) = Q_3(\infty) + \frac{3m}{\lambda_4} [Q_2(0) - Q_2(\infty)] e^{-2\lambda_1 t} + [Q_3'(0) - \frac{3m}{\lambda_4} Q_2'(0)] e^{-3\lambda_2 t}$$

$$P_{1,1,0}^{(3)}(t) = 1 - P_3(t) - Q_3(t)$$

$$P_{0,2,0,0}^{(4)}(t + \Delta t) = (1 - 4\mu\Delta t)P_{0,2,0,0}^{(4)}(t) + 4\mu\Delta t(1-k) \left[ \left(1 - \frac{3}{2N}\right) P_{0,2,0,0}^{(4)}(t) + \frac{1}{2N} P_{1,1,0}^{(3)}(t) \right] + o(\Delta t^2)$$

$$\frac{dP_{0,2,0,0}^{(4)}(t)}{dt} = -4\mu \left[ 1 - (1-k) \left(1 - \frac{3}{2N}\right) \right] P_{0,2,0,0}^{(4)}(t) + 4\mu \frac{1-k}{2N} P_{1,1,0}^{(3)}(t)$$

$$\frac{2N}{\mu(1-k)} \frac{d}{dt} P_{0,2,0,0}^{(4)}(t) = -4\lambda_3 P_{0,2,0,0}^{(4)}(t) + 4[1 - P_3(t) - Q_3(t)]$$

$$P_{0,2,0,0}^{(4)}(\infty) = \frac{1}{\lambda_3} \left[ 1 - \frac{2}{\lambda_1 \lambda_2} \left( 1 + \frac{m^2}{2} \right) \right] = \frac{(1+m)(2+m) - 2 - m^2}{\lambda_1 \lambda_2 \lambda_3} = \frac{3m}{\lambda_1 \lambda_2 \lambda_3}$$

$$P_2 = P_{0,1}^{(2)}(\omega, t) = \frac{1}{2N(2N-1)} \sum_{j=1}^{2N} N_j j(j-1)$$

$$P_k = P_{0,\dots,0,1}^{(k)}(\omega, t) = \frac{1}{2N(2N-1)\dots(2N-k+1)} \sum_{j=1}^{2N} N_j j(j-1)\dots(j-k+1)$$

$$P_{0,2,0,0}^4(\omega, t) = \frac{3}{2N(2N-1)(2N-2)(2N-3)} \sum_{j=1}^{2N} N_j j(j-1) \left[ \sum_{\substack{k=1 \\ k \neq j}}^{2N} N_k k(k-1) + (N_j - 1)j(j-1) \right]$$

$$= \frac{3}{2N(2N-1)(2N-2)(2N-3)} \left\{ \sum_{j,k=1}^{2N} N_j j(j-1) N_k k(k-1) - \sum_{j=1}^{2N} N_j j(j-1) [(j-2)(j-3) + 4(j-2) + 2] \right\}$$

$$= \frac{3}{(2N-2)(2N-3)} \left\{ 2N(2N-1)(P_2)^2 - (2N-2)(2N-3)P_4 - 4(2N-2)P_3 - 2P_2 \right\}$$

$$P_2^2 = \frac{1}{2N(2N-1)} \left\{ \frac{(2N-2)(2N-3)}{3} P_{0,2,0,0}^{(4)} + (2N-2)(2N-3)P_4 + 4(2N-2)P_3 + 2P_2 \right\}$$

$$= \frac{(2N-2)(2N-3)}{2N(2N-1)} \left\{ \frac{1}{3} P_{0,2,0,0}^{(4)} + P_4 + \frac{4}{2N-3} P_3 + \frac{2}{(2N-2)(2N-3)} P_2 \right\}$$

$$E(P_2^2) = \frac{(2N-2)(2N-3)}{2N(2N-1)} \left\{ P_{0,2,0,0}^{(4)} + P_4 + \frac{4}{2N-3} P_3 + \frac{2}{(2N-2)(2N-3)} P_2 \right\} (*)$$

$$\begin{aligned}
 E(p_2^2) (\infty) &= \frac{(2N-2)(2N-3)}{2N(2N-1)} \left\{ \frac{3m+6}{\lambda_1 \lambda_2 \lambda_3} + \frac{4}{2N-3} \frac{2}{\lambda_1 \lambda_2} + \frac{2}{(2N-2)(2N-3)} \frac{1}{\lambda_1} \right\} \\
 &= \frac{3}{\lambda_1 \lambda_3} \left( 1 - \frac{4}{2N} + \frac{2}{2N(2N-1)} \right) + \left( \frac{1}{2N} - \frac{1}{2N(2N-1)} \right) \frac{8}{\lambda_1 \lambda_2} + \frac{1}{2N(2N-1)} \frac{2}{\lambda_1} \\
 &= \frac{3}{\lambda_1 \lambda_3} - \frac{4}{2N} \left( \frac{3}{\lambda_1 \lambda_3} - \frac{2}{\lambda_1 \lambda_2} \right) + \frac{2}{2N(2N-1)} \left( \frac{3}{\lambda_1 \lambda_3} - \frac{4}{\lambda_1 \lambda_2} + \frac{1}{\lambda_1} \right) \\
 &= \frac{3}{\lambda_1 \lambda_3} - \frac{4}{2N} \frac{3\lambda_2 - 2\lambda_3}{\lambda_1 \lambda_2 \lambda_3} + \frac{2}{2N(2N-1)} \frac{3\lambda_2 - 4\lambda_3 + \lambda_2 \lambda_3}{\lambda_1 \lambda_2 \lambda_3} \\
 &= \frac{3}{\lambda_1 \lambda_3} - \frac{4}{2N} \frac{m}{\lambda_1 \lambda_2 \lambda_3} + \frac{2}{2N(2N-1)} \frac{m\lambda_4}{\lambda_1 \lambda_2 \lambda_3}
 \end{aligned}$$

$$\text{Var}_\infty p_2^2 = \frac{2m}{\lambda_1^2 \lambda_3} - \frac{1}{2N} \cdot \frac{2m}{\lambda_1 \lambda_2 \lambda_3} \left( 2 - \frac{1}{2N-1} \cdot \lambda_4 \right) \quad \left\{ \begin{array}{l} m = \frac{2N k}{1-k} \\ \lambda_j = j + m \end{array} \right.$$

Michel VILLARD  
 Département de Mathématiques  
 Université Claude-Bernard  
 Février 1977

(\*) Le lecteur verra facilement qu'il y a à ce niveau une petite erreur de calcul ; les calculs corrigés donnent :

$$\text{Var}_\infty p_2^2 = \frac{2m}{\lambda_1^2 \lambda_3} + \frac{1}{2N} \frac{4m}{\lambda_1 \lambda_2 \lambda_3} - \frac{4}{2N(2N-1)\lambda_1} .$$