

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

PH. PICARD

Étude analytique de l'équation de diffusion des gènes et de certaines de ses généralisations

Annales de l'I. H. P., section B, tome 1, n° 1 (1964-1965), p. 23-109

http://www.numdam.org/item?id=AIHPB_1964__1_1_23_0

© Gauthier-Villars, 1964-1965, 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/>

Étude analytique de l'équation de diffusion des gènes et de certaines de ses généralisations

par

Ph. PICARD

RÉSUMÉ. — Dans le travail qui suit, nous étudierons l'évolution d'une population mendélienne d'effectif constant, en présence de sélection de degré quelconque. On écrit l'équation de diffusion pour la fonction caractéristique, et l'on forme sa transformée de Laplace par rapport au temps. La fonction caractéristique étant de type exponentiel par rapport à la variable symbolique d'espace, on utilise ce fait pour définir une classe particulière de fonctions, dans laquelle on montre que l'équation admet une et une seule solution. On examine ensuite les solutions stationnaires, les cas de sélection du premier et du second degré ainsi que certaines généralisations.

On étend enfin les résultats généraux au cas de deux colonies mendéliennes échangeant des individus par migration, et l'on donne quelques indications sur l'étude d'un nombre arbitraire de colonies en présence de sélection et de migration sélective.

SUMMARY. — In the following work, we shall study the evolution of a mendelian population with a steady number of individuals, in presence of selection of anyhow degree. We write the diffusion equation for the characteristic function, and we apply to it the Laplace transform concerning the time. The characteristic function being of exponential type concerning the space symbolical variable, we use this fact in order to definite a particular class of functions, in which it will be showed that the equation admits one and only one solution. We examin then the steady solutions, the cases with selection of first or second degree and some extensions.

We extend the general results to the case of two mendelian colonies which are exchanging individuals by migration, and at last we give some indications on the study of an arbitrary number of colonies in presence of selection and of selective migration.

INTRODUCTION

Les premiers modèles, non stochastiques, de la théorie de l'évolution se réfèrent à des populations infinies dont la composition génétique est supposée connue. La variabilité de celle-ci au cours du temps est causée par l'action des phénomènes de mutation, de migration et de sélection, ces facteurs de l'évolution étant représentés par des pressions déterministes agissant sur un gène pour en modifier la fréquence.

Lorsqu'on entreprend de construire un modèle stochastique, on commence par tenir compte de la limitation de l'effectif en la considérant comme une quatrième cause d'évolution surajoutée aux précédentes. On conserve donc aux trois premiers facteurs d'évolution leur caractère déterministe et leur expression analytique; celle-ci fait intervenir des coefficients, constants ou non, mais en tout cas connus.

Le caractère aléatoire s'introduit donc uniquement par le biais du processus d'échantillonnage présidant au choix des gamètes, lequel est en général caractérisé par une loi de Bernoulli.

Moyennant diverses hypothèses simplificatrices on peut construire un modèle à temps continu, valable pour une population isolée (absence de migrations), et conduisant à une équation aux dérivées partielles parabolique singulière dite « équation de diffusion des gènes ». On peut, pour la former, admettre l'existence d'une densité de probabilité pour les fréquences des gènes considérés, ainsi qu'ont procédé S. Wright, R. A. Fisher, A. Kolmogoroff et G. Malécot.

Lorsqu'on ne porte attention qu'à un seul caractère mendélien, non lié au sexe, et correspondant à une paire de facteurs susceptibles de présenter chacun l'un ou l'autre de deux gènes allèles a et A (ce qui aura lieu dans le cadre de ce travail), cette équation prend la forme

$$\frac{\partial \varphi(q, \tau)}{\partial \tau} = \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial q^2} [w(q) \varphi(q, \tau)] - \frac{\partial}{\partial q} [\delta(q) \varphi(q, \tau)].$$

$\varphi(q, \tau)$ est, dans cette formule, la densité de probabilité à l'instant τ de la fréquence q du gène a , $w(q)$ la variance de Bernoulli et $\delta(q)$ un polynôme

dont le degré est arbitraire; mais, dans les cas usuels, ce degré ne dépassera pas 3, et se réduira exceptionnellement à 1 en l'absence de sélection.

G. Malécot a également indiqué une autre voie de mise en équation, et c'est celle que nous suivrons, lorsqu'il a montré l'intérêt présenté par l'utilisation de la fonction caractéristique, à cause de ses propriétés d'analyticit  par rapport aux variables symboliques, et l'avantage qu'elle apporte en  vitant le traitement particulier des cas correspondant   l'homog n t  g n tique. L' quation de diffusion prend alors la forme

$$\frac{\partial F(x, \tau)}{\partial \tau} = \frac{x^2}{2} w \left(\frac{\partial}{\partial x} \right) F + x \delta \left(\frac{\partial}{\partial x} \right) F,$$

$F(x, \tau)$  tant la fonction caract ristique de l'al atoire q   l'instant τ , $\mathcal{M} \{ e^{xq(\tau)} \}$.

Quelle que soit la formulation choisie, les difficult s analytiques rencontr es sont essentiellement dues aux termes non lin aires qui traduisent le ph nom ne de s lection. Le but du pr sent travail est de pr senter une  tude syst matique de ces probl mes, en eux-m mes, et dans leur interaction avec d'autres facteurs d' volution, en  tudiant des probl mes de s lection conjointe dans plusieurs colonies communiquant par migration.

En effet, une des hypoth ses simplificatrices qui semble  tre parmi les moins r alistes est celle qui suppose la population group e en une seule colonie d nomm e isolat, et il faudra en g n ral tenir compte du facteur spatial. Cependant, g n ticiens et d mographes s'accordant   consid rer comme irr els les mod les dans lesquels la population serait r partie de fa on continue sur le sol, on peut la supposer agglom r e en un certain nombre de colonies, entre lesquelles se produiront les ph nom nes migratoires. Les populations introduites seront suppos es d'effectif constant, et les divers param tres de mutation, migration et s lection ne varieront pas au cours du temps. La mise en  quation, dans les m mes conditions que ci-dessus, conduira   une  quation de Fokker-Planck-Kolmogoroff, pr santant autant de variables symboliques d'espace qu'il y aura de colonies en consid ration.

C'est dans une autre direction que M. Kimura a poursuivi la g n ralisation des mod les de la g n tique de population en r alisant l'introduction du caract re al atoire non plus seulement par le biais de la limitation de l'effectif, mais  galement par la consid ration de param tres de s lection (par exemple), eux-m mes al atoires. L' quation de la diffusion n'est pas alors d'un type notablement diff rent et nous aurons  galement l'occasion de l'aborder au cours de ce travail.

Notre premier chapitre ne portera attention qu'à la fluctuation due à la limitation de l'effectif et nous y donnerons une mise en équation du problème qui permet sa résolution complète. La formulation mathématique des divers facteurs d'évolution : mutation, sélection, migration, y sera précisée, et l'on donnera l'expression générale de l'équation de diffusion avec ses modalités d'étude.

Le chapitre II sera consacré à l'étude d'un isolat. Nous y développerons deux méthodes générales pour la construction d'une solution du problème : L'une reposant sur un procédé d'itération, l'autre sur un développement en série par rapport à une variable auxiliaire. Une étude approfondie sera ensuite faite pour les solutions stationnaires ainsi que pour les cas de sélection du premier ou du second degré. Certaines généralisations de l'équation de diffusion donnée par le modèle de Kimura seront enfin abordées.

Le chapitre III reprendra les méthodes et les résultats précédents pour les étendre au cas de deux colonies. Enfin, une étude sommaire du cas général sera commencée dans le dernier chapitre.

Ce travail n'aurait pas vu le jour sans les conseils et les encouragements de M. G. Malécot auquel j'adresse mes plus vifs remerciements. Je suis également très redevable à M. Maurice Fréchet d'avoir bien voulu présenter à l'Académie des Sciences les principaux résultats ⁽¹⁾, à M. A. Tortrat d'avoir apporté d'utiles corrections à la rédaction initiale; ainsi qu'à M. H. Neyrand pour de nombreux conseils. Je remercie enfin MM. J. Bracconnier et P. Jaffard qui ont bien voulu s'intéresser à mes travaux.

CHAPITRE PREMIER

I. — ÉTUDE D'UN ISOLAT EN L'ABSENCE DE SÉLECTION ET DE MUTATION

Nous allons examiner tout d'abord le cas, particulièrement simple, d'un isolat panmictique, en l'absence de mutation et de sélection. Le modèle suivant, suggéré par G. Malécot, conduit à une expression de l'équation de diffusion qui permet de résoudre totalement le problème.

Introduisons un processus de naissance et de décès, valable il est vrai pour une population haploïde, dans lequel la constitution génétique d'un

(¹) *C. R. Acad. Sc.*, t. 254, 1962, p. 4245; t. 256, 1963, p. 1656 et 1895.

individu sera sans effet sur sa fécondité ou sa longévité, et qu'on définira de la façon suivante :

La population renfermant $2N$ loci, la fréquence $q(\tau)$ de l'allèle a à l'instant τ sera de la forme $\frac{r(\tau)}{2N}$, $r(\tau)$ étant une aléatoire entière comprise entre 0 et $2N$. Comme l'effectif est supposé constant, la naissance d'un individu coïncide nécessairement avec le décès d'un autre individu. La probabilité de décès d'un individu donné quelconque entre les dates τ et $\tau + \Delta\tau$ est $\nu \Delta\tau$, et l'on suppose que deux décès (et, par suite, deux naissances) pendant l'intervalle de temps $\Delta\tau$ forment un événement dont la probabilité est d'ordre supérieur à 1 par rapport à $\Delta\tau$. Il est commode de noter la fréquence $q(\tau + \Delta\tau)$ du gène a à l'instant $\tau + \Delta\tau$ sous la forme

$$q(\tau + \Delta\tau) = q(\tau) + \varepsilon(\tau),$$

$\varepsilon(\tau)$ étant une aléatoire de moyenne nulle dont la loi de probabilité lorsque $q(\tau)$ est connu, est définie de la façon suivante :

La population présentant avec la probabilité $2N\nu \Delta\tau + o(\Delta\tau)$ le remplacement de l'un de ses gamètes par un nouveau dans l'intervalle de temps $\Delta\tau$, $\varepsilon(\tau)$ ne pourra prendre avec une probabilité non infiniment petite par rapport à $\Delta\tau$ que les valeurs $\frac{1}{2N}$ (remplacement d'un gène A par l'allèle a) ou $-\frac{1}{2N}$ (remplacement d'un gène a par l'allèle A) ou enfin 0 (soit par remplacement d'un gène a par un gène a ou d'un gène A par un gène A , soit par absence totale de modification dans la population entre les dates τ et $\tau + \Delta\tau$). Le remplacement d'un gamète par un autre est enfin réalisé de la façon suivante : Tout gamète naissant entre les dates τ et $\tau + \Delta\tau$ est une copie, faite au hasard, de l'un des $2N$ gamètes existant à l'instant τ ; ce gamète naissant est ensuite substitué à l'un des gamètes anciens dont le décès sera tiré au hasard parmi les $2N$ gamètes anciens présents.

On en déduit sans peine la loi de probabilité de $\varepsilon(\tau)$

$$\begin{aligned} P \left\{ \varepsilon = \frac{1}{2N} \right\} &= P \left\{ \varepsilon = -\frac{1}{2N} \right\} = 2N\nu q(1-q)\Delta\tau + o(\Delta\tau), \\ P \left\{ \varepsilon = 0 \right\} &= 1 - 4N\nu q(1-q)\Delta\tau + o(\Delta\tau). \end{aligned}$$

En introduisant la variable symbolique x on obtient la fonction caractéristique conditionnée de $\varepsilon(\tau)$ lorsque $q(\tau)$ est connue

$$\mathcal{M}_\varepsilon e^{x\varepsilon(\tau)} = 1 - 4N\nu q(1-q)\Delta\tau + 2N\nu q(1-q) \left(e^{\frac{x}{2N}} + e^{-\frac{x}{2N}} \right) \Delta\tau + o(\Delta\tau)$$

et l'on en déduit la fonction caractéristique conditionnée de $q(\tau + \Delta\tau)$ lorsque $q(\tau)$ est connu

$$\mathcal{M}_c e^{xq(\tau+\Delta\tau)} = e^{xq(\tau)} \left\{ 1 + 4N\nu q(1-q) \left(\operatorname{ch} \frac{x}{2N} - 1 \right) \Delta\tau + o(\Delta\tau) \right\}.$$

En notant

$$F(x, \tau) = \mathcal{M} e^{xq(\tau)}$$

la fonction caractéristique *a priori* de l'aléatoire $q(\tau)$, on en tire

$$\begin{aligned} F(x, \tau + \Delta\tau) &= \mathcal{M}(\mathcal{M}_c e^{xq(\tau+\Delta\tau)}) \\ &= F(x, \tau) + \mathcal{M} \left\{ 4N\nu q(1-q) e^{xq} \left(\operatorname{ch} \frac{x}{2N} - 1 \right) \Delta\tau + o(\Delta\tau) \right\}, \\ \frac{F(x, \tau + \Delta\tau) - F(x, \tau)}{\Delta\tau} &= 4N\nu \left(\operatorname{ch} \frac{x}{2N} - 1 \right) \left(\frac{\partial F}{\partial x} - \frac{\partial^2 F}{\partial x^2} \right) + \frac{o(\Delta\tau)}{\Delta\tau}. \end{aligned}$$

On passe enfin à la limite dans le second membre et par suite dans le premier, ce qui nous conduit à l'équation aux dérivées partielles

$$(1) \quad \boxed{\frac{\partial F}{\partial \tau} = 4N\nu \left(\operatorname{ch} \frac{x}{2N} - 1 \right) \left(\frac{\partial F}{\partial x} - \frac{\partial^2 F}{\partial x^2} \right)}$$

Recherche des solutions fondamentales. — Si (1) admet des solutions de la forme $e^{\lambda\tau} K(x)$, $K(x)$ sera donné par

$$(2) \quad 4N\nu \left(\operatorname{ch} \frac{x}{2N} - 1 \right) (K' - K'') = \lambda K$$

qui est une équation de Fuchs au voisinage de l'origine, d'équation déterminante

$$(3) \quad \frac{\nu}{2N} r(r-1) + \lambda = 0.$$

Pour que $K(x)$ soit analytique au voisinage de l'origine, il faut que (3) admette pour solution un entier naturel et, par suite, que λ soit pris parmi les valeurs propres

$$(4) \quad \lambda_n = -\frac{\nu}{2N} n(n-1).$$

La valeur propre $\lambda = 0$ est double, il lui correspond les fonctions propres 1 et e^x .

Supposons $n \geq 2$. Lorsque x est dans la bande $|\Im(x)| < 2N\pi$ on peut poser

$$Z = 1 - e^{\frac{x}{2N}} \iff x = 2N \operatorname{Log}(1 - Z),$$

Z décrivant le plan complexe, privé des valeurs réelles supérieures ou égales à 1, et la détermination du logarithme étant prise réelle pour Z réel. L'équation (2) se met alors sous la forme

$$(5) \quad Z^2(1 - Z)K'_z + (2N - 1)Z^2K'_z - n(n - 1)K = 0.$$

Or (5) présente trois singularités régulières et son équation déterminante au voisinage de zéro étant

$$r(r - 1) - n(n - 1) = 0,$$

on la ramène à une équation de Gauss en posant

$$K = Z^r H,$$

d'où

$$(6) \quad Z(1 - Z)H'' + (2n - Z(2n + 1 - 2N))H' - n(n - 2N)H = 0.$$

Les paramètres de Gauss sont

$$\begin{aligned} \alpha &= n, \\ \beta &= n - 2N, \\ \gamma &= 2n. \end{aligned}$$

La solution holomorphe au voisinage de $Z = 0$ est donnée par la fonction hypergéométrique $F(n, n - 2N, 2n, Z)$ qui se réduit :

- pour $2 \leq n \leq 2N$ à un polynôme de Jacobi de degré $2N - n$;
- pour $n > 2N$ à une fonction hypergéométrique telle que

$$\Re(\gamma - \alpha - \beta) = 2N > 0,$$

donc à développement au voisinage de zéro convergent encore pour $|Z| = 1$ et par suite entière en Z.

En revenant à x , on obtient ainsi des fonctions entières en x .

A la valeur propre λ_n on associe donc la fonction propre

$$K_n(x) = \left(1 - e^{\frac{x}{2N}}\right)^n F\left(n, n - 2N, 2n, 1 - e^{\frac{x}{2N}}\right).$$

Solution de (1) satisfaisant à $F(x, 0) = e^{q_0 x}$ (on suppose que la fréquence initiale de $q(\tau)$ est connue). — Cherchons à déterminer des coefficients h_n tels que

$$(7) \quad e^{q_0 x} = h_0 + h_1 e^x + \sum_{n \geq 2} h_n K_n(x).$$

Cette identité sera écrite, en se bornant à $|Z| < 1$, sous la forme

$$(8) \quad (1 - Z)^{2q_0 N} = h_0 + h_1(1 - Z)^{2N} + \sum_{n \geq 2} h_n Z^n F(n, n - 2N, 2n, Z)$$

et il suffit de développer le premier membre en série entière de Z pour pouvoir effectuer de proche en proche le calcul des divers h_n , par identification des puissances de Z . On peut simplifier ce calcul dans le cas présent en supposant $2q_0N = r$ entier. Dans le modèle que nous avons construit $q(\tau)$ est, en effet, une aléatoire discrète ne prenant que $2N + 1$ valeurs distinctes, et l'équation (1) n'a donc de signification physique que si la fréquence initiale q_0 est elle-même de la forme $\frac{r}{2N}$ ($0 \leq r \leq 2N$). Ceci a l'avantage de réduire le premier membre de (8) à un polynôme de degré r , et l'on vérifie alors que, dans le second membre de cette relation, la sommation peut être réduite aux valeurs $n \in [2, 2N]$ (2), ce qui éliminera toute difficulté relative à la convergence.

Pour réaliser le calcul des h_n , démontrons le lemme suivant qui sera aussi utile dans un chapitre ultérieur :

Lemme. — *Le système, fini ou non, d'équations linéaires en y_i*

$$(9) \quad \sum_{i=0}^p \frac{y_i}{(p-i)! \Gamma(p+b+i)} = A_p \quad (p = 0, 1, 2, \dots; b = \text{Cte positive})$$

admet l'unique solution

$$(10) \quad y_n = (-1)^n (b+2n-1) \sum_{p=0}^n (-1)^p \frac{\Gamma(b+n+p-1)}{(n-p)!} A_p.$$

Démonstration. — Les y_i pouvant se calculer de proche en proche, (9) admet exactement une solution, et pour montrer qu'elle s'exprime à l'aide de (10), formons

$$\begin{aligned} & \sum_{p=0}^n (-1)^p \frac{\Gamma(b+n+p-1)}{(n-p)!} A_p \\ &= \sum_{p=0}^n \sum_{i=0}^p (-1)^p \frac{\Gamma(b+n+p-1)}{(n-p)! (p-i)!} \frac{y_i}{\Gamma(p+b+i)} \\ &= \sum_{i=0}^n \frac{y_i}{(n-i)!} \sum_{p=i}^n \binom{n-i}{p-i} (-1)^p \frac{\Gamma(b+n+p-1)}{\Gamma(b+p+i)} \\ &= \sum_{i=0}^{n-1} \frac{y_i}{(n-i)!} \frac{d^{n-i-1}}{du^{n-i-1}} \left\{ \sum_{p=i}^n \binom{n-i}{n-p} (-1)^p u^{b+n+p-2} \right\} \\ & \quad + (-1)^n \frac{y_n}{b+2n-1} \quad (u = 1). \end{aligned}$$

(2) Tous les termes de $Z^n F(n, n-2N, 2n, Z)$ sont en effet de degré $\leq 2N$ pour $n \in [2, 2N]$.

Or la dernière somme est évidemment nulle, puisque pour $n - i - 1 \geq 0$,

$$\frac{d^{n-i-1}}{du^{n-i-1}} \left\{ \sum_{p=i}^n \binom{n-i}{n-p} (-1)^p u^{b+n+p-2} \right\} \\ = \frac{d^{n-i-1}}{du^{n-i-1}} (u^{b+n+i-2} (-1)^i (1-u)^{n-i}) = 0 \quad (u=1),$$

ce qui démontre le lemme.

Appliquons-le au calcul des h_n . On tire de (8)

$$h_0 = 1 - q_0, \\ h_1 = q_0$$

et, en identifiant les coefficients des puissances d'ordre $p + 1$ de Z,

$$(11) \quad \sum_{j=2}^{p+1} (-1)^j h_j \frac{p!}{(p+1-j)!(j-1)!} \frac{(2j-1)!}{(j+p)!} \frac{(2N-j)!}{(2N-p-1)!} \\ = \frac{r(r-1) \dots (r-p) - q_0 2N(2N-1) \dots (2N-p)}{(p+1)!}.$$

On posera

$$y_0 = 0, \\ y_i = y_{j-1} = h_j (-1)^j \frac{(2j-1)!}{(j-1)!} (2N-j)! \quad (1 \leq i \leq p),$$

ce qui permettra de mettre (11) sous la forme

$$(12) \quad \sum_{i=0}^p \frac{y_i}{(p-i)!(p+i+1)!} = \frac{(2N-p-1)!}{p!} \\ \frac{r(r-1) \dots (r-p) - q_0 2N(2N-1) \dots (2N-p)}{(p+1)!},$$

formule qui est valable pour $0 \leq p < 2N$.

L'application du lemme ci-dessus donne donc les coefficients h_n à condition de poser $b = 2$,

$$h_n = (-1)^n \frac{(n-1)!}{(2n-1)!(2N-n)!} y_{n-1} \quad 2 \leq n \leq 2N \\ = - \frac{(n-1)!}{(2n-2)!(2N-n)!} \sum_{p=0}^{n-1} (-1)^p \frac{(n+p-1)!}{(n-p-1)!} \frac{(2N-p-1)!}{p!} \\ \left\{ \binom{r}{p+1} - q_0 \binom{2N}{p+1} \right\}.$$

On obtient enfin, avec

$$(13) \quad F(x, \tau) = 1 - q_0 + q_0 e^x + \sum_{n=2}^{2N} h_n e^{\lambda_n \tau} \left(1 - e^{\frac{x}{2N}}\right)^n F\left(n, n - 2N, 2n, 1 - e^{\frac{x}{2N}}\right)$$

une fonction de x et τ satisfaisant à (1) et à $F(x, 0) = e^{q_0 x}$.

Remarque. — Il est facile de montrer que (13) donne la seule solution de (1) susceptible de répondre au problème physique posé. $q(\tau)$ est, en effet, une aléatoire discrète et par suite la fonction $F(x, \tau)$ peut être recherchée sous la forme

$$(14) \quad F(x, \tau) = \sum_{i=0}^{2N} \alpha_i(\tau) e^{\frac{ix}{2N}}.$$

$$(15) \quad \begin{cases} \alpha_i(0) = 0 & (i \neq r), \\ \alpha_r(0) = 1 & (i = r). \end{cases}$$

En substituant cette expression dans (1) et en identifiant les diverses puissances de $e^{\frac{x}{2N}}$, on obtiendra

$$(15) \quad \alpha_i(\tau) = 2N \nu \left\{ \frac{i-1}{2N} \left(1 - \frac{i-1}{2N}\right) \alpha_{i-1} - 2 \frac{i}{2N} \left(1 - \frac{i}{2N}\right) \alpha_i + \frac{i+1}{2N} \left(1 - \frac{i+1}{2N}\right) \alpha_{i+1} \right\}$$

(valable pour $0 \leq i \leq 2N$ à condition d'éliminer les α dont l'indice en serait pas compris dans $[0, 2N]$). Ce système d'équations linéaires à coefficients constants admet exactement une solution satisfaisant aux conditions initiales (15).

Or (13) est de la forme (14), c'est donc la solution cherchée et son unicité est assurée.

II. — FORMATION DE L'ÉQUATION DE DIFFUSION DANS LE CAS GÉNÉRAL

Pour formuler l'équation de diffusion des gènes dans le cas général, nous commencerons par construire un modèle à temps discontinu dans lequel les diverses générations seront supposées séparées.

Considérons p colonies mendéliennes distinctes G ($i = 1, 2, \dots, p$) d'effectifs N_i et présentant les corrélations gamétiques f_i, \dots (*). Soit

(*) Voir bibliographie, G. Malécot, [9], p. 245.

$q_i(n)$ la fréquence du gène a dans la colonie G_i à la naissance de la $n^{\text{ième}}$ génération. Au cours de la même génération, cette fréquence varie sous l'action des phénomènes de mutation, sélection et migration. En supposant l'additivité de ces effets, la variation de $q_i(n)$ sera exprimable comme somme de :

— un terme déterministe ne dépendant que de la colonie considérée et traduisant les phénomènes de sélection et de mutation $\delta_i(q_i)$, δ_i étant un polynôme en $q_i(n)$ tel que

$$\delta_i(0) \geq 0, \quad \delta_i(1) \leq 0 \quad (4);$$

— un terme déterministe faisant intervenir tous les $q_j(n)$ et traduisant le phénomène de migration

$$\sum_{j=1}^p l_{ji} q_j(n) - q_i(n)$$

dans lequel les l_{ji} sont les coefficients d'immigration (5).

La plupart des calculs ultérieurs étant en général sans référence à l'expression particulière de ces termes et aux inégalités posées pour les δ_i , on notera leur somme

$$D_i(q_1 q_2 \dots q_p),$$

D_i étant un polynôme en $q_1 \dots q_p$ de degré quelconque (6).

La $n + 1^{\text{ième}}$ génération de G_i s'obtient par tirage de $2N_i$ gamètes dans une urne donnant le gène a avec la probabilité $q_i + D_i$. Les tirages portant sur des gamètes appartenant à deux individus différents sont stochastiquement indépendants; ceux portant sur les deux gamètes d'un individu ne le sont qu'avec la probabilité $1 - f_i$, étant par ailleurs identiques avec la probabilité f_i .

(4) On vérifie sans peine que si le polynôme δ_i satisfait aux deux inégalités posées, il peut s'écrire sous la forme

$$\delta_i(q_i) = -u_i q_i + v_i(1 - q_i) + q_i(1 - q_i) S_i(q_i) \quad u_i \geq 0, \quad v_i \geq 0.$$

S_i étant un polynôme qui, dans le cas usuel où δ_i est de degré 3, sera noté $t_i + w_i q_i$. Les deux premiers termes de δ_i traduisent le phénomène de mutation, le troisième celui de sélection (cf. G. Malécot [1]).

(5) Voir G. Malécot, [9], p. 250. Ces coefficients satisfont à

$$\sum l_{ji} = 1, \quad l_{ji} \geq 0.$$

(6) Cette notation permettra de tenir compte de l'interaction possible entre les deux phénomènes, c'est-à-dire d'étudier des problèmes de migration sélective, lesquels n'ont pas, à notre connaissance, été précédemment abordés.

On peut former la fonction génératrice conditionnée de $q_i(n+1)$ lorsque les $q_1(n) \dots q_p(n)$ sont connus. Pour ce faire, affectons à chaque gamète d'un individu une aléatoire prenant les valeurs 0 et 1 lorsque le gamète porte les gènes A et a . En notant X et Y les deux aléatoires attachées à un même individu,

$$\begin{aligned} \mathcal{M}_c e^{\frac{X+Y}{2} x_i} &= f_i \mathcal{M}_c e^{X x_i} + (1-f_i) \mathcal{M}_c e^{\frac{X x_i}{2} + \frac{Y x_i}{2}} \\ &= f_i (1 + (q_i + D_i)(e^{x_i} - 1)) + (1-f_i) \left(1 + (q_i + D_i) \left(e^{\frac{x_i}{2}} - 1\right)\right)^2. \end{aligned}$$

Il suffit de changer x_i en $\frac{x_i}{N_i}$ et d'élever l'expression ci-dessus à la puissance N_i pour obtenir la fonction génératrice conditionnée de $q_i(n+1)$.

En admettant l'indépendance stochastique des tirages faits dans deux colonies distinctes, on obtiendra pour fonction génératrice conditionnée des $q_1(n+1) \dots q_p(n+1)$ lorsque les $q_1(n) \dots q_p(n)$ sont connus,

$$\prod_{i=1}^p \left\{ f_i \left(1 + (q_i + D_i) \left(e^{\frac{x_i}{N_i}} - 1\right)\right) + (1-f_i) \left(1 + (q_i + D_i) \left(e^{\frac{x_i}{2N_i}} - 1\right)\right)^2 \right\}^{N_i}.$$

En prenant la moyenne *a priori* de cette expression et en notant $F_n(x_1, x_2, \dots, x_p)$ la fonction génératrice *a priori* des aléatoires $q_1(n) \dots q_p(n)$, il vient la formule

$$(16) \quad F_{n+1}(x_1, \dots, x_p) = \mathcal{M} \prod_{i=1}^p \left\{ f_i \left(1 + (q_i + D_i) \left(e^{\frac{x_i}{N_i}} - 1\right)\right) + (1-f_i) \left(1 + (q_i + D_i) \left(e^{\frac{x_i}{2N_i}} - 1\right)\right)^2 \right\}^{N_i}.$$

Le second membre de cette relation ne fait intervenir les aléatoires $q_1(n) \dots q_p(n)$ que par l'intermédiaire de leurs moments conjoints. Comme les D_i sont des polynômes, il n'y a qu'un nombre fini de ces moments qui figurent explicitement dans le second membre de (16). Autrement dit, si l'on note k l'ordre du (ou des) moment d'ordre le plus élevé figurant dans le second membre de (16), ce dernier ne dépend que des moments d'ordre non supérieur à k .

Si donc on identifie dans (16) les coefficients des premières puissances des x_1, \dots, x_p en poursuivant jusqu'aux puissances d'ordre k par rapport à l'ensemble des variables symboliques, on obtiendra un nombre fini de relations linéaires donnant les moments d'ordre non supérieur à k à la génération $n+1$, en fonction des mêmes moments à la génération précédente. On en déduit de proche en proche à partir de la génération initiale tous les moments d'ordre inférieur ou égal à k , pour les diverses valeurs de n . La

relation (16) donne alors immédiatement F_{n+1} de façon explicite, ou si l'on préfère tous les autres moments.

Cette solution, théoriquement très simple, conduit naturellement à des calculs très lourds dès que les N_i sont un peu élevés. Il est donc nécessaire de simplifier le modèle ci-dessus, ce qu'on réalisera par un passage à la limite conduisant à un modèle à temps continu. Ce procédé est dû à Wright et a été repris par W. Feller (?).

Écrivons

$$\begin{aligned}
 (17) \quad F_{n+1} &= \mathcal{M} \prod_i \left\{ f_i \left(1 + (q_i + D_i) \left(\frac{x_i}{N_i} + \frac{x_i^2}{2N_i^2} \right) \right) \right. \\
 &\quad \left. + (1 - f_i) \left(1 + 2(q_i + D_i) \left(\frac{x_i}{2N_i} + \frac{x_i^2}{8N_i^2} \right) + (q_i + D_i)^2 \frac{x_i^2}{4N_i^2} + O_3 \left(\frac{1}{N_i} \right) \right) \right\}^{N_i} \\
 &= \mathcal{M} \exp \sum_i N_i \text{Log} \left\{ 1 + (q_i + D_i) \frac{x_i}{N_i} \right. \\
 &\quad \left. + \left(\frac{1 + f_i}{2} (q_i + D_i) + \frac{1 - f_i}{2} (q_i + D_i)^2 \right) \frac{x_i^2}{2N_i^2} + O_3 \left(\frac{1}{N_i} \right) \right\} \\
 &= \mathcal{M} \exp \sum_i \left((q_i + D_i) x_i + \frac{1 + f_i}{4N_i} x_i^2 (q_i + D_i - (q_i + D_i)^2) + O_2 \left(\frac{1}{N_i} \right) \right).
 \end{aligned}$$

Pour simplifier cette expression on est amené à supposer que les coefficients de D_i sont de l'ordre de grandeur $\frac{1}{N_i}$, puis à faire tendre N_i vers l'infini.

On réalisera ceci de la façon suivante.

On pose

$$\frac{1 + f_i}{4N_i} = \frac{C_i}{N}$$

(C_i restant constant lorsqu'on fait croître indéfiniment N) et pour conserver des notations introduites précédemment, on change D_i en $\frac{D_i}{N}$. (17) se transforme en

$$(18) \quad \left\{ \begin{aligned}
 F_{n+1} &= \mathcal{M} e^{\sum_i q_i x_i} \left(1 + \sum_i \frac{D_i}{N} x_i + \sum_i \frac{C_i}{N} (q_i - q_i^2) x_i^2 + O_2 \left(\frac{1}{N} \right) \right) \\
 F_{n+1} - F_n &= \sum_i x_i \frac{D_i}{N} \left(\frac{\partial}{\partial x_1}, \frac{\partial}{\partial x_2}, \dots, \frac{\partial}{\partial x_p} \right) F_n \\
 &\quad + \sum_i \frac{C_i}{N} x_i^2 \left(\frac{\partial F_n}{\partial x_i} - \frac{\partial^2 F_n}{\partial x_i^2} \right) + O_2 \left(\frac{1}{N} \right).
 \end{aligned} \right.$$

(?) W. FELLER, [2], p. 239.

Changeons enfin d'échelle de temps, de façon à noter la durée requise pour une génération $\Delta\tau = \frac{1}{N}$, la $n^{\text{ième}}$ génération étant alors notée τ tel que $n = \frac{\tau}{\Delta\tau} = N\tau$. τ sera considérée comme une variable de temps continue, F_n étant maintenant notée $F(x_1, x_2, \dots, x_p; \tau)$. La relation (18) s'écrit

$$(19) \quad \frac{F(x_1, \dots, x_p; \tau + \Delta\tau) - F(x_1, \dots, x_p; \tau)}{\Delta\tau} \\ = \sum_i x_i D_i \left(\frac{\partial}{\partial x_1}, \dots, \frac{\partial}{\partial x_p} \right) F + \sum_i C_i x_i^2 \left(\frac{\partial F}{\partial x_i} - \frac{\partial^2 F}{\partial x_i^2} \right) + O(\Delta\tau).$$

En faisant croître indéfiniment N , c'est-à-dire en faisant tendre $\Delta\tau$ vers zéro, on substituera à (18) « l'équation de diffusion des gènes généralisée »,

$$(a) \quad \boxed{\frac{\partial F}{\partial \tau} = \sum_i C_i x_i^2 \left(\frac{\partial F}{\partial x_i} - \frac{\partial^2 F}{\partial x_i^2} \right) + \sum_i x_i D_i \left(\frac{\partial}{\partial x_1}, \dots, \frac{\partial}{\partial x_p} \right) F}$$

sur laquelle portera la suite de notre étude.

Il est à remarquer que F_n dépend non seulement de n , mais encore de façon non explicitement connue de N , et que par suite dans (19) $F(x_1, \dots, x_p; \tau)$ dépend implicitement de $\Delta\tau$. On ne peut donc procéder comme on l'a fait dans le paragraphe I lors de l'établissement de l'équation (1) et affirmer que (a) s'obtient à partir de (19) directement par passage à la limite. Il faudra considérer l'équation (a), substituée à (18) pour des raisons de commodité, comme donnée *a priori* et son étude sera à entreprendre indépendamment du modèle génétique.

Conditions d'étude de (a). — On se propose de déterminer une fonction $F(x_1, \dots, x_p; \tau)$ satisfaisant à (a) et ayant pour limite, lorsque $\tau \rightarrow +0$, une fonction donnée de x_1, \dots, x_p . Mais cette condition initiale ne suffit généralement pas à assurer l'unicité de cette solution, si l'on ne prend pas la précaution de restreindre l'étude à une classe particulière \mathcal{C} de fonctions.

Remarquons que les solutions qui nous intéressent doivent pouvoir être regardées comme des approximations de la fonction caractéristique F_n . Nous précisons cette propriété très vague en disant que si l'on ne peut *a priori* imposer à F d'appartenir comme F_n à la classe \mathcal{L} des fonctions caractéristiques d'une distribution de probabilité ayant pour support le pavé $[0, 1]^p$, il est normal d'exiger son appartenance à une classe \mathcal{C} de

fonctions, plus vaste que \mathcal{L} , mais conservant l'essentiel des propriétés de cette dernière. On définira naturellement cette classe de la façon la plus large possible compatible avec l'unicité d'une solution ⁽⁸⁾ pour (a). On remarque d'ailleurs que (18) n'a de signification probabiliste (c'est-à-dire F_n n'est de classe \mathcal{L}) que si les coefficients de D_i satisfont à certaines inégalités. L'utilisation de la classe \mathcal{C} permettra donc d'étudier (a) avec des D^i arbitraires, ce qui sera toujours supposé dans la suite, sauf mention explicite du contraire.

Nous appellerons classe \mathcal{C} l'ensemble des fonctions $F(x_1, \dots, x_p; \tau)$ admettant une transformée de Laplace $G(x_1, \dots, x_p; s)$ par rapport à τ , entière en x_1, \dots, x_p et susceptible, pour tout $s \geq s_0$ d'une majorante (au sens de Cauchy) de type exponentiel, c'est-à-dire de la forme

$$M e^{i \sum \alpha_i x_i} \quad (\alpha_i \text{ et } M, \text{ constantes positives}).$$

Naturellement, si l'approximation de (18) par (a) a un sens, F_n doit tendre vers l'unique solution F de classe \mathcal{C} mise en évidence et cette dernière étant continue pour $x_1 = \dots = x_p = 0$ sera également une fonction caractéristique. On vérifiera effectivement dans divers cas particuliers que la solution de classe \mathcal{C} est également de classe \mathcal{L} .

On recherchera, d'autre part, les solutions stationnaires de (a) et l'on constatera qu'il est possible, dans certains cas, de rencontrer plusieurs solutions de ce type dans la classe \mathcal{C} . Lorsque cela se présentera on sera amené à restreindre encore la classe de fonctions sur laquelle on travaille, en substituant exceptionnellement \mathcal{L} à \mathcal{C} .

Utilisation de la transformation de Laplace par rapport à τ .

— On notera (a) sous la forme

$$(a) \quad \frac{\partial F}{\partial \tau} = R(F).$$

Les fonctions de classe \mathcal{C} admettent une transformée de Laplace

$$G(x_1, \dots, x_p; s) = L \{ F(x_1, \dots, x_p; \tau) \} \quad (s \geq s_0)$$

et si elles satisfont à (a), il en est de même de leur dérivée par rapport à τ . G satisfaira donc à

$$(b) \quad \boxed{sG - F(x_1, \dots, x_p; +0) = R(G)} \quad (s \geq s_0),$$

équation qui sera étudiée dans les chapitres ultérieurs.

⁽⁸⁾ La condition initiale sera alors également supposée de classe \mathcal{C} .

Remarque. — Deux solutions de classe C distinctes satisfaisant à la même condition initiale ne sauraient avoir même transformée de Laplace et, par suite, leur différence devra admettre une transformée de Laplace non nulle, satisfaisant à

$$sG = R(G) \quad (s \geq s_0).$$

Le problème de l'unicité des solutions de (a) de classe C dépend donc de l'étude du spectre de l'opérateur R.

CHAPITRE II

ÉTUDE D'UN ISOLAT

Les équations (a) et (b) se réduisent ici à

$$(a) \quad \frac{\partial F}{\partial \tau} = Cx^2 \left(\frac{\partial F}{\partial x} - \frac{\partial^2 F}{\partial x^2} \right) + x \sum_{i=0}^r d_i \frac{\partial^i F}{\partial x^i},$$

$$(b) \quad sG - F(x, +0) = Cx^2 \left(\frac{\partial G}{\partial x} - \frac{\partial^2 G}{\partial x^2} \right) + x \sum_{i=0}^r d_i \frac{\partial^i G}{\partial x^i}$$

dans lesquelles on a posé

$$\delta(q) = \sum_{i=0}^r d_i q^i.$$

La condition initiale supposée de classe C sera notée

$$F(x, +0) = \sum_{n=0}^{\infty} \frac{f_n(0)}{n!} x^n,$$

les $f_n(0)$ étant en valeur absolue majorés par $M\gamma^n$, γ étant une constante positive.

I. — UTILISATION D'UN PROCÉDÉ D'ITÉRATION

Si $F \in C$ on peut noter G sous la forme

$$(1) \quad G(x, s) = \sum_{n=0}^{\infty} \frac{\alpha^n}{n!} g_n(s) x^n,$$

α étant une constante positive et les g_n (qui dépendent de s) étant uniformément bornés. Écrivons qu'une telle fonction est solution de (b), l'identification des coefficients de x^n , pour $n > 0$, entraînera

$$(2) \quad - \{ d_0 + C(n-1) \} \alpha^{n-1} g_{n-1} + \left\{ C(n-1) + \frac{s}{n} - d_1 \right\} \alpha^n g_n - \sum_{i=2}^r d_i \alpha^{i+n-1} g_{i+n-1} = \frac{f_n(0)}{n}$$

et pour $n = 0$,

$$(2') \quad s g_0 = f_0(0).$$

Ces relations de récurrence étant à $r + 1$ termes sont difficilement utilisables sous cette forme si la sélection est de degré supérieur à 1 ou 2. Par contre, si l'on remarque que l'ensemble de ces relations forme un système d'une infinité d'équations à une infinité d'inconnues, la résolution en devient aisée.

Posons, en effet,

$$(3) \quad b'_n = \frac{f_n(0)}{\alpha^n(Cn(n-1) + s - nd_1)};$$

$$(4) \quad b_{n,n-1} = \frac{C(n-1) + d_0}{\alpha(C(n-1) + s/n - d_1)}, \quad b_{n,n+j} = \frac{d_{j+1} \alpha^j}{C(n-1) + \frac{s}{n} - d_1},$$

$(n > 0, 1 \leq j < r),$

ce qui permet d'écrire (2) et (2') sous la forme

$$(5) \quad g_n - \sum_i b_{ni} g_i = b'_n \quad (n \geq 0),$$

la sommation étant étendue à toutes les valeurs de l'indice i donnant un sens à b_{ni} (c'est-à-dire en l'occurrence : $i = n - 1$ et $n + 1 \leq i < n + r$ si $n > 0$, aucune valeur si $n = 0$). On remarque que si l'on choisit α supérieur à 1 et γ , l'ensemble des b'_n sera borné, et que d'autre part, on peut obtenir

$$(6) \quad \sum_i |b_{ni}| \leq \varepsilon < 1 \quad \text{pour tout } n \geq 0, \quad \text{avec } \frac{1}{\alpha} < \varepsilon < 1.$$

En effet, lorsque $n \rightarrow +\infty$, $b_{n,n-1}$ et $b_{n,n+j}$ tendent respectivement vers $\frac{1}{\alpha}$ et 0. On peut donc réaliser la condition (6) pour $s = 0$ en prenant $n \geq n_0$, à condition que $n_0 > 0$ soit choisi assez grand, ce qui si $C(n_0 - 1) - d_1 > 0$ la réalisera *a fortiori* pour $s \geq 0$. Une fois n_0 choisi on réalisera (6) pour

$0 \leq n < n_0$ en déterminant $s_0 > 0$ assez grand et en prenant $s \geq s_0 > 0$.

Dans ces conditions, un procédé d'itération appliqué à (5) permet, ainsi que l'affirme un théorème dû à H. von Koch (*), de montrer que ce système d'équations admet une et une seule solution telle que les g_n forment un ensemble borné. Cette solution peut être développée en série de Liouville-Neumann

$$(7) \quad g_n = b'_n + \sum_i b_{ni} b'_i + \sum_i b_{ni}^{(2)} b'_i + \dots + \sum_i b_{ni}^{(p)} b'_i + \dots$$

dans laquelle on a posé

$$b_{ni}^{(1)} = b_{ni}, \quad b_{ni}^{(p)} = \sum_j b_{nj}^{(p-1)} b_{ji} \quad (p \geq 1).$$

On notera également

$$g_n = \sum_{p=0}^{\infty} G_{np}(s),$$

avec

$$(8) \quad G_{np}(s) = \sum_{i_1, i_2, \dots, i_p} b_{ni_1} \cdot b_{i_1 i_2} \cdot \dots \cdot b_{i_{p-1} i_p} \cdot b'_{i_p},$$

d'où la solution de (b)

$$(9) \quad G(x, s) = \sum_{n,p} \frac{\alpha^n}{n!} G_{np}(s) x^n.$$

Remarquons que si nous venons d'établir l'existence et l'unicité d'une solution (1) pour (b), nous ne sommes pas assurés qu'une nouvelle valeur de α ne conduira pas à une nouvelle solution.

Cherchons donc une solution de la forme

$$\sum_{n=0}^{\infty} \frac{\alpha'^n}{n!} g'_n x^n \quad (0 < \alpha' < \alpha \text{ et } g'_n \text{ borné}).$$

On peut naturellement examiner aussi le cas $\alpha' \leq 1$, l'existence d'une solution n'étant plus assurée par notre précédente démonstration :

Si les g'_n bornés existent, on pourra écrire

$$\sum_{n=0}^{\infty} \frac{\alpha'^n}{n!} g'_n x^n = \sum_{n=0}^{\infty} \frac{\alpha^n}{n!} \left(\frac{\alpha'}{\alpha}\right)^n g'_n x^n$$

(*) Voir DAVIS, p. 127.

et les $\left(\frac{\alpha'}{\alpha}\right)^n g'_n$ étant aussi bornés, on retombera sur la solution (1), ce qui entraîne

$$\alpha^n g_n = \alpha'^n g'_n.$$

En second lieu, on prendra $\alpha' > \alpha$ et, en échangeant les rôles de α et α' , on parviendra à la même conclusion.

Il s'ensuit que (9) est la seule solution de (b) de la forme (1).

Retour à l'équation (a). — Nous allons montrer que (9) est de la forme $L\{F(x, \tau)\}$. On peut, en effet, noter

$$(10) \quad \left\{ \begin{array}{l} b_{ij} = \beta_{ij} L\{e^{\lambda_i \tau}\} \\ b'_i = \beta'_i L\{e^{\lambda_i \tau}\} \end{array} \right\} \quad [\lambda_i = -Ci(i-1) + d_1 i, s_0 > \text{Max } \lambda_i, i \geq 0].$$

β_{ij} et β'_i étant des constantes dont les valeurs sont données par

$$(11) \quad \beta'_i = \frac{f_i(0)}{\alpha^i}, \quad \beta_{ij} = \begin{cases} \frac{i}{\alpha}(C(i-1) + d_0) & (j = i-1) \\ i\alpha^{j-i} d_{j-i+1} & (i < j < i+r). \end{cases}$$

En notant * le produit de convolution usuel, on pourra écrire (8) sous la forme

$$(12) \quad G_{np} = L\{F_{np}(\tau)\},$$

avec

$$(13) \quad F_{np}(\tau) = \sum_{i_1, i_2, \dots, i_p} \beta_{ni_1} \beta_{i_1 i_2} \dots \beta_{i_{p-1} i_p} \beta'_{i_p} (e^{\lambda_{n_1} \tau} * e^{\lambda_{i_1} \tau} * \dots * e^{\lambda_{i_p} \tau}).$$

Or τ est positif et les produits de convolution considérés portent sur des fonctions positives. Il s'ensuit que la valeur absolue d'un produit de convolution de telles fonctions est égale au produit de convolution de leurs valeurs absolues. On en déduit

$$\begin{aligned} & L\{|F_{np}(\tau)|\} \\ & \leq \sum_{i_1, \dots, i_p} |\beta_{ni_1}| \cdot |\beta_{i_1 i_2}| \dots |\beta_{i_{p-1} i_p}| \cdot |\beta'_{i_p}| \cdot L\{e^{\lambda_{n_1} \tau} * e^{\lambda_{i_1} \tau} * \dots * e^{\lambda_{i_p} \tau}\} \\ & \leq \sum_{i_1, \dots, i_p} |b_{ni_1}| \cdot |b_{i_1 i_2}| \dots |b_{i_{p-1} i_p}| \cdot |b'_{i_p}| \\ & \leq \text{Max } |b'_{i_p}| \sum_{i_1} |b_{ni_1}| \dots \sum_{i_p} |b_{i_{p-1} i_p}| \leq e^p \text{Max } |b'_i| \end{aligned}$$

à condition que s_0 soit choisi de façon à vérifier (6). La convergence absolue de

$$(14) \quad \sum_{n,p} \frac{\alpha^n}{n!} x^n L \{ | F_{np}(\tau) | \}$$

est alors assurée pour tout x fini et $s \geq s_0$. D'après un théorème classique ⁽¹⁰⁾, la convergence absolue de

$$(15) \quad \sum_{n,p} \frac{\alpha^n}{n!} x^n F_{np}(\tau)$$

pour presque tout $\tau > 0$ (et dans le cas présent pour tout $\tau > 0$) vers une fonction $F(x, \tau)$ telle que

$$G = L \{ F \}$$

est aussi assurée. On obtient ainsi en (15) la solution (unique) de l'équation parabolique, satisfaisant aux conditions posées.

Remarque. — L'unicité de cette solution étant établie, on peut chercher à donner de celle-ci de nouvelles expressions. On remarque, en particulier, que dans la formule (15) le temps n n'intervient que par l'intermédiaire des $e^{\lambda_i \tau}$, les λ_i étant tous non positifs, sauf peut-être les premiers d'entre eux. On peut facilement éliminer ce dernier fait en écrivant la relation (2) sous la forme

$$(16) \quad - \{ d_0 + C(n-1) \} \alpha^{n-1} g_{n-1} + \left\{ C(n-1) + \frac{s}{n} + K \right\} \alpha^n g_n - \sum_{i=1}^r d_i \alpha^{i+n-1} g_{i+n-1} - K \alpha^n g_n = \frac{f_n(0)}{n},$$

K étant une constante arbitraire.

On vérifie que la convergence des itérations peut se réaliser de la même façon que précédemment, et l'on parvient à une expression de la forme (15), les λ_i étant maintenant donnés par

$$\lambda_i = - Ci(i-1) - Ki.$$

On peut donc les rendre tous non positifs en prenant $K \geq 0$.

Remarque. — Bien qu'exprimable à l'aide d'exponentielles d'argument négatif, la fonction $F(x, \tau)$ n'est pas, en général, bornée lorsque $\tau \rightarrow +\infty$ (on peut le vérifier directement lorsque δ est du premier degré). Il serait

⁽¹⁰⁾ Voir G. DOETSCH, t. I, p. 305.

intéressant d'examiner si cette éventualité se produit lorsqu'on pose les conditions supplémentaires (particulières au problème de génétique)

$$\delta(0) \geq 0, \quad \delta(1) \leq 0, \quad F(x, +0) \in \mathcal{L},$$

mais il est difficile de tenir compte de ces inégalités puisque les majorations utilisées ne dépendent pas du signe des coefficients de δ .

On remarque cependant que *si tous les λ_i sont négatifs* (excepté λ_0 qui est nul) et *si $n_0 = 1$* , c'est-à-dire si la condition (6) est réalisable pour $n \geq 1$, quel que soit $s \geq 0$, il est possible de majorer $F(x, \tau)$. En effet, dans (13), les $\lambda_n, \lambda_i, \dots, \lambda_{i_{p-1}}$ seront négatifs, λ_{i_p} étant ≤ 0 . En vertu de

$$\begin{aligned} \left| \int_0^\tau f(\tau - u) e^{\lambda u} du \right| &\leq \text{Max}_{0 \leq u \leq \tau} |f(\tau - u)| \int_0^\tau e^{\lambda u} du \\ &\leq \text{Max}_{u \geq 0} |f(u)| \frac{1}{|\lambda|} \quad (\tau \geq 0, \lambda < 0), \end{aligned}$$

on pourra écrire

$$e^{\lambda n \tau} * e^{\lambda_{i_p} \tau} * \dots * e^{\lambda_{i_{p-1}} \tau} * e^{\lambda_{i_p} \tau} \leq \frac{1}{|\lambda_n \lambda_{i_1} \dots \lambda_{i_{p-1}}|}$$

et, par suite,

$$|F_{np}(\tau)| \leq \sum_{i_1, \dots, i_p} |b_{ni}(0)| \cdot |b_{i_1 i_1}(0)| \dots |b_{i_{p-1} i_p}(0)| \cdot |\beta'_{i_p}|.$$

Non seulement les β'_{i_p} , mais aussi les β'_{i_p} , seront bornés si $\alpha > \gamma$, ce qui aura lieu ici puisque

$$F(x, +0) \in \mathcal{L},$$

on parviendra donc à

$$|F_{np}(\tau)| \leq \varepsilon^p \text{Max} |\beta'_i|.$$

Il s'ensuit que (15) est uniformément borné pour tout $\tau \geq 0$.

Pour que $n_0 = 1$, il faut que

$$(17) \quad \frac{1}{\alpha} |C(n-1) + d_0| + \sum_{i \geq 2} |d_i| \alpha^{i-1} < \varepsilon (C(n-1) - d_1) \quad (n \geq 1),$$

c'est-à-dire puisque $\varepsilon > \frac{1}{\alpha}$ et que $d_0 = \delta(0) \geq 0$

$$(18) \quad \frac{d_0}{\alpha} + \sum_{i \geq 2} |d_i| \alpha^{i-1} < \varepsilon |d_1| \quad (d_1 < 0).$$

Si δ est de degré 1, on a toujours $d_1 = \delta(1) - \delta(0) \leq 0$ et, par suite, si $d_1 \neq 0$, il suffira de prendre α suffisamment grand pour assurer (18). Si δ est

de degré quelconque (18) ne peut être satisfaite avec des d_i arbitraires. Une condition suffisante entraînant (18) sera

$$d_0 + \sum_{i \geq 2} |d_i| < |d_1|.$$

Remarque. — Un cas qui semble intéressant est celui où $f_0(0)$ est nul. On s'y ramène sans peine lorsqu'on connaît une solution stationnaire de l'équation (a). Si $F(x)$ est cette solution, on substitue à la recherche de $F(x, \tau)$, la recherche de la nouvelle fonction

$$F_1(x, \tau) = F(x, \tau) - k F(x),$$

k étant une constante choisie de façon à obtenir $F_1(0, \tau) = 0$. En particulier, dans les questions de génétique $k = 1$, puisque $F(0, \tau) = 1 = F(0)$.

Si $f_0(0) = 0$, la relation (2') entraîne $g_0 = 0$ et il n'est plus nécessaire d'astreindre s à être strictement positive. On peut donc essayer de réaliser la condition (6) avec $s_0 < 0$. En particulier, pour $n = 1$, il faudra obtenir

$$(18') \quad \left| \frac{d_0}{\alpha} \right| + \sum_{i \geq 2} |d_i \alpha^{i-1}| \leq \varepsilon |s - d_1| \quad (s \geq s_0, s_0 < 0).$$

Ceci est impossible si $d_1 \geq 0$, car pour $s = d_1$ le second membre de cette relation serait nul.

Si $d_1 < 0$, on peut prendre $d_1 < s_0 < 0$ et en déduire que $F_1(x, \tau)$ tend vers zéro lorsque $\tau \rightarrow +\infty$; ce qui entraîne la tendance asymptotique de $F(x, \tau)$ vers la solution stationnaire $F(x)$. Mais la condition (18') est alors aussi restrictive que la condition (18) et il est préférable d'adapter les calculs de la remarque précédente, de façon à ne pas exiger la connaissance de $F(x)$ (ou d'une autre solution de classe \mathcal{C} satisfaisant à une condition initiale arbitraire), ce qui est important en vue de la généralisation de cette étude à deux ou plusieurs colonies. On y parviendra en majorant, pour $\lambda_i < 0$, $e^{\lambda_i \tau}$ non plus par un mais par $e^{s_0 \tau}$, puis $e^{\lambda_j \tau} * e^{\lambda_i \tau}$ par

$$\int_0^\tau e^{s_0(\tau-u)} e^{\lambda_j u} du < \frac{e^{s_0 \tau}}{s_0 - \lambda_j},$$

$e^{\lambda_h \tau} * e^{\lambda_j \tau} * e^{\lambda_i \tau}$ par $\frac{e^{s_0 \tau}}{(s_0 - \lambda_h)(s_0 - \lambda_j)}$, et ainsi de suite.

Recherche des solutions stationnaires. — Elles sont données par l'équation

$$(19) \quad Cx \left(\frac{dF}{dx} - \frac{d^2F}{dx^2} \right) + \sum_{i=0}^r d_i \frac{d^i F}{dx^i} = 0$$

à laquelle il sera utile de joindre l'équation (20) qui en est déduite en posant

$$(20) \quad \begin{aligned} x &= -y, & F(x) &= e^{-y}F_1(y) \quad (11) \\ C_y \left(\frac{dF_1}{dy} - \frac{d^2F_1}{dy^2} \right) - \sum_{\substack{0 \leq j \leq i \\ 0 \leq i \leq r}} d_i \binom{i}{j} (-1)^j \frac{d^j F_1}{dy^j} &= 0. \end{aligned}$$

Recherchons les solutions de (19) qui sont de la forme

$$(21) \quad F(x) = \sum_{n=0}^{\infty} \frac{\alpha^n}{n!} f_n x^n,$$

on sera conduit, comme ci-dessus, aux relations

$$(22) \quad f_n - \sum_i b_{ni} f_i = 0 \quad (n > 1),$$

$$(22') \quad \sum_i d_i \alpha^i f_i = 0,$$

les b_{ni} étant donnés par les relations (4) dans lesquelles on fait $s = 0$. La condition (6) n'est plus réalisable pour tout $n \geq 0$, mais seulement pour $n \geq n_0$. Le théorème de H. von Koch déjà utilisé permet donc de résoudre les équations (22) pour $n \geq n_0$ en fonction de f_{n_0-1} supposé connu. Puis les premières équations (22) et (22') permettent le calcul de proche en proche de $f_{n_0-2}, \dots, f_1, f_0$ en fonction de f_{n_0-1} . On obtient ainsi une solution, définie à un facteur constant près, et l'on montre comme ci-dessus que la modification de α ne permet pas d'en obtenir une autre.

Ceci est en défaut s'il existe un entier $n_1 \in [1, n_0[$ tel que

$$(23) \quad d_0 + C(n_1 - 1) = 0.$$

En effet, pour $n = n_1$, la relation (22) ne permet plus le calcul de f_{n_1-1} , mais impose au contraire une condition liant $f_{n_1}, \dots, f_{r+n_1-1}$. Ces quantités étant toutes multiples de f_{n_0-1} , on constate que, en général, la condition ne sera réalisable qu'avec $f_{n_0-1} = 0$. On prendra alors f_{n_1-1} arbitraire et l'on calculera de proche en proche f_{n_1-2}, \dots, f_0 . D'où encore une seule

(11) Ceci est la traduction analytique du fait suivant : Au lieu d'écrire l'équation de diffusion pour la fréquence du gène a , on peut l'écrire pour celle du gène A , $\delta(q)$ étant alors à changer en $-\delta(1-q)$. Avec les notations de G. Malécot, on constate que u et v sont échangés et que si la sélection est du second degré

$$\delta(q) = u - (u+v)q + tq(1-q),$$

t sera changé en $-t$. Le signe de t peut, dans ce cas, être choisi arbitrairement, sans restriction de la généralité.

solution qui est polynomiale. Exceptionnellement, la condition pourra être satisfaite quel que soit f_{n_1-1} , qui pourra donc être conservé arbitraire, et f_{n_1-1} étant aussi arbitraire, on trouvera deux solutions, de classe \mathcal{C} , linéairement indépendantes et dont l'une au moins est un polynôme.

L'équation (20) permet la formulation aisée de la condition d'existence de deux solutions. Il faut tout d'abord que la condition analogue à (23) soit vérifiée

$$(24) \quad - \sum_i d_i + C(n_2 - 1) = 0, \quad n_2 \in [1, n_0[\quad (12).$$

D'autre part, si (23) et (24) sont vérifiées (19) et (20) admettent chacune une solution polynomiale, donc (19) admet bien deux solutions linéairement indépendantes.

Cas particulier : Si

$$\delta(0) = d_0 = v \geq 0 \quad \text{et} \quad \delta(1) = \sum_i d_i = -u \leq 0,$$

les conditions seront

$$v + C(n_1 - 1) = 0, \quad u + C(n_2 - 1) = 0,$$

ce qui exige

$$u = v = 0, \quad n_1 = n_2 = 1.$$

(19) et (20) admettent des solutions constantes, donc (19) admet les deux solutions linéairement indépendantes 1 et e^x .

II. — RECHERCHE D'UN DÉVELOPPEMENT EN SÉRIE DOUBLE AVEC UNE VARIABLE AUXILIAIRE

Cette seconde méthode d'étude de (b) recoupera de façon intéressante les premiers résultats obtenus.

Nous introduisons la variable auxiliaire z (à laquelle nous donnerons ultérieurement la valeur 1) dans l'équation (b) en changeant pour $i > 0$, d_i en $d_i z^{i-1}$. Soit donc

$$(b') \quad sG - F(x, +0) = Cx^2 \left(\frac{\partial G}{\partial x} - \frac{\partial^2 G}{\partial x^2} \right) + x \left(d_0 G + \sum_{i=1}^r d_i z^{i-1} \frac{\partial^i G}{\partial x^i} \right)$$

et nous allons rechercher les solutions de la forme

$$(25) \quad G(x, s, z) = \sum_{ij} e_{ij}(s) x^i z^j.$$

⁽¹²⁾ On peut supposer qu'on a choisi la même valeur n_0 pour les équations (19) et (20).

L'identification dans (b') des coefficients de $x^i z^j$ conduira à

$$(26) \quad s e_{ij} - \frac{1}{i!} f_i(0) \delta_{0j} = C((i-1)e_{i-1,j} - i(i-1)e_{ij}) \\ + d_0 e_{i-1,j} + d_1 i e_{ij} + \dots \\ + d_r (i+r-1)(i+r-2) \dots i e_{i+r-1,j-r+1},$$

δ_{0j} étant ici un symbole de Kronecker. La formule ci-dessus est valable quels que soient i et j , à condition de convenir de la suppression des termes e dont l'un des indices serait négatif.

Il suffit de regrouper les formules (26) correspondant à $i+j = n$ pour obtenir des relations de récurrence matricielles présentant l'avantage de n'être plus qu'à deux termes

$$(27) \quad M_n \begin{bmatrix} e_{0,n} \\ e_{1,n-1} \\ \vdots \\ e_{n,0} \end{bmatrix} = \frac{1}{n!} f_n(0) \begin{bmatrix} 0 \\ \vdots \\ 0 \\ 1 \end{bmatrix} + M'_n \begin{bmatrix} e_{0,n-1} \\ e_{1,n-2} \\ \vdots \\ e_{n-1,0} \end{bmatrix}$$

La matrice M_n est carrée, d'ordre $n+1$, triangulaire supérieure, ses éléments non nuls étant donnés par

$$a_{pp} = s + C(p-1)(p-2) - d_1(p-1), \\ a_{p,p+k} = -d_{k+1}(p+k-1)(p+k-2) \dots (p-1) \quad \left(0 < k < \begin{Bmatrix} r \\ n+2-p \end{Bmatrix} \right).$$

La matrice M'_n est à $n+1$ lignes et n colonnes, et seuls les éléments bordant inférieurement la diagonale principale sont non nuls et donnés par

$$a'_{p,p-1} = C(p-2) + d_0.$$

On prendra

$$s_0 > \text{Max} (-Ci(i-1) + d_i) \quad (i \geq 0).$$

Dans ces conditions, M_n est inversible et la formule (27) permet le calcul de

proche en proche, de façon unique, des matrices colonnes $\begin{bmatrix} e_{0n} \\ \vdots \\ e_{n0} \end{bmatrix}$ à partir de

$$e_{00} = \frac{f_0(0)}{s} \quad (13).$$

(b') admet donc au plus une solution de la forme (25). Pour montrer l'existence de cette solution, c'est-à-dire la convergence du développement

(13) Les calculs sont d'ailleurs faciles dans les cas usuels car, δ étant de degré 3, seules la diagonale principale de M_n ainsi que les deux diagonales la bordant supérieurement sont non nulles.

comme solution de

$$(30) \quad sH - h(x, z) = Cx^2 \left(\frac{\partial H}{\partial x} - \frac{\partial^2 H}{\partial x^2} \right) + x \left(|d_0| H + d_1 \frac{\partial H}{\partial x} + \sum_{i=2}^r |d_i| z^{i-1} \frac{\partial^i H}{\partial x^i} \right).$$

De même que (b'), cette dernière équation présente naturellement au plus une solution analytique en x, z au voisinage de l'origine, et en choisissant convenablement $h(x, z)$ cette solution existe et est de la forme

$$(31) \quad H(x, s, z) = \frac{1}{s} \frac{e^{\alpha x}}{1 - \beta z} \quad (\alpha > 1, 0 < \beta < 1, |z| \leq 1).$$

Pour cela, il faudra que

$$(32) \quad h(x, z) = \frac{1}{s} \frac{e^{\alpha x}}{1 - \beta z} \left\{ s + Cx^2(\alpha^2 - \alpha) - x \left(|d_0| + d_1 \alpha + \sum_{i=2}^r |d_i| z^{i-1} \alpha^i \right) \right\},$$

$h(x, z)$ étant une majorante de $F(x, +0)$ [qu'on supposera elle-même susceptible de la majorante e^x , de façon à se placer directement dans les hypothèses donnant à l'équation (a) une signification probabiliste]. Il suffira donc pour réaliser (31) que

$$(33) \quad \frac{1}{s} \frac{e^{(\alpha-1)x}}{1 - \beta z} \left\{ s + C\alpha(\alpha - 1)x^2 - x \left(|d_0| + d_1 \alpha + \sum_{i=2}^r |d_i| z^{i-1} \alpha^i \right) \right\}$$

soit une majorante de 1. Comme cette expression se réduit à 1 pour $x = z = 0$, il suffira que le coefficient de $x^i z^j$ pour $i + j > 0$, soit positif ou nul, c'est-à-dire

$$(34) \quad \frac{1}{s} \left\{ \frac{(\alpha - 1)^i}{i!} s \beta^j + \frac{(\alpha - 1)^{i-1} C \alpha}{(i - 2)!} \beta^j - \frac{(\alpha - 1)^{i-1}}{(i - 1)!} \left(|d_0| \beta^j + d_1 \alpha \beta^j + \sum_{k=2}^{j+1} |d_k| \alpha^k \beta^{j-k+1} \right) \right\} \geq 0$$

ou encore

$$(35) \quad (\alpha - 1)s + C\alpha i(i - 1) - i \left(|d_0| + d_1 \alpha + \sum_k |d_k| \alpha^k \beta^{1-k} \right) \geq 0.$$

Or cette dernière condition est évidemment réalisée pour les grandes valeurs de i et on l'assurera pour tout i en prenant $s_0 > 0$ assez grand.

On a donc montré que (30) admettait la solution (31) avec un choix convenable pour $h(x, z)$, ce qui assure l'existence de la solution $G(x, s, z)$

donnée par la formule (25). Cette dernière solution est fournie explicitement par

$$(36) \quad G(x, s, z) = \sum_{n=0}^{\infty} (z_n, z^{n-1}x, \dots, x^n) \begin{bmatrix} e_{0n} \\ e_{1,n-1} \\ \vdots \\ e_{n0} \end{bmatrix}$$

avec

$$(37) \quad \begin{bmatrix} e_{0n} \\ \vdots \\ e_{n0} \end{bmatrix} = \sum_{p=0}^n M_n^{-1} M'_n \cdot M_{n-1}^{-1} M'_{n-1} \dots M_{n-p+1}^{-1} M'_{n-p+1} \cdot M_{n-p}^{-1} f_{n-p}(0) \begin{bmatrix} 0 \\ \vdots \\ 0 \\ 1 \end{bmatrix}$$

En faisant $z = 1$ on réduira (b') à (b) et $G(x, s, 1)$ donnera une solution de (b) admettant une majorante de type exponentiel. L'unicité d'une telle solution étant assurée par l'étude de la section I, c'est la solution (9) qu'on retrouve sous une autre forme.

On réalise sans peine le retour à la variable τ à partir de (36). Il suffit de remarquer que si les $e_{n-1,0}, \dots, e_{0,n-1}$ sont supposés connus, (25) permet le calcul de e_{n0} , puis de $e_{n-1,1}, \dots$, à l'aide de

$$(38) \quad e_{ij} = \frac{1}{s - \lambda_i} \left\{ \frac{f_i(0)}{i!} \delta_{0j} + (d_0 + C(i-1)) e_{i-1,j} \right. \\ \left. + \sum_{k=2}^r d_k (i+k-1) \dots i e_{i+k-1, j-k+1} \right\}.$$

A partir de $e_{00} = \frac{f_0(0)}{s}$ tous les e_{ij} s'expriment ainsi de proche en proche sous forme d'une somme de fractions rationnelles en s . La convergence de $\sum e_{ij} x^i z^j$ n'est pas altérée par le remplacement de chacune de ces fractions par sa valeur absolue, et ceci permet de conclure, comme précédemment, à l'expression de $G(x, s, z)$ sous la forme

$$G(x, s, z) = L \{ F(x, \tau, z) \}.$$

Remarque. — Il est possible dans certains cas d'améliorer la majorante (31) en prenant $\alpha = 1$. Les raisonnements seront les mêmes, mais (33) se réduira à

$$\frac{1}{1 - \beta z} \left\{ s - x(|d_0| + d_1 + \sum_{i=2}^r |d_i| z^{i-1}) \right\}$$

qui devrait être une majorante de 1, ce qui exige

$$(39) \quad |d_0| + d_1 + \sum_{k=2}^r |d_k| \beta^{1-k} \leq 0$$

qui sera réalisable avec un choix convenable pour $\beta \in]0, 1[$ si les paramètres de sélection vérifient

$$(40) \quad d_1 + \sum_{k \neq 1} |d_k| < 0.$$

Dans les cas usuels, correspondant à δ de degré 3, cette condition s'écrit avec les notations de G. Malécot [1]

$$|v| + (t - u - v) + |w - t| + |w| < 0.$$

En particulier, si $w = 0$, le signe de t peut être choisi arbitrairement, par exemple négatif, la condition s'écrivant alors

$$t - u - t < 0$$

et elle est réalisée si $u \neq 0$.

Remarque. — On peut envisager d'autres procédures d'introduction de la variable z . Par exemple, on peut aussi changer d_1 en $d_1 z$, ce qui modifie les matrices M_n et M'_n , les termes dépendant de d_1 dans la formule (27) passant au second membre. Le problème se traite de la même façon, mais d_1 est à remplacer par sa valeur absolue dans (30). La condition (40) devient irréalisable; par contre, les valeurs singulières de M_n seront négatives ou nulles, et l'expression de F en fonction de τ se fera à l'aide d'exponentielles d'argument non positif.

III. — CAS PARTICULIERS

Dans les trois sous-sections suivantes, nous allons aborder plusieurs cas particuliers auxquels des méthodes diverses sont applicables. On parviendra ainsi à des expressions plus maniables pour la solution cherchée.

A. — δ est du premier degré.

Plaçons-nous directement dans les hypothèses propres à la génétique. L'équation (a) se réduit à

$$(a) \quad \frac{\partial F}{\partial \tau} = Cx^2 \left(\frac{\partial F}{\partial x} - \frac{\partial^2 F}{\partial x^2} \right) + x \left(vF - (u + v) \frac{\partial F}{\partial x} \right)$$

et l'on peut l'étudier directement. Les fonctions propres entières $K(x)$ de l'opérateur R , qui sont associées à la valeur propre λ , sont solutions de l'équation de Fuchs,

$$(1) \quad Cx^2(K'' - K') + x((u + v)K' - vK) + \lambda K = 0$$

dont l'équation déterminante au voisinage du point singulier $x = 0$ est

$$(2) \quad r(r - 1) + \frac{u + v}{C}r + \frac{\lambda}{C} = 0.$$

L'équation (1) ne peut admettre de solution holomorphe au voisinage de zéro (solution qui sera alors entière en x) que si (2) admet une solution $r_1 = n$ entier naturel, c'est-à-dire si

$$(3) \quad \lambda = \lambda_n = -n(C(n - 1) + u + v).$$

La seconde solution de l'équation déterminante sera

$$r_2 = 1 - n - \frac{u + v}{C}$$

et il n'y a jamais qu'une solution entière $K_n(x)$ associée à la valeur propre λ_n ⁽¹⁴⁾. On la détermine sans peine en posant

$$K_n = x^n Z_n,$$

Z_n vérifiant

$$(4) \quad xZ_n'' + \left(\frac{u + v}{C} + 2n - x\right)Z_n' - \left(\frac{v}{C} + n\right)Z_n = 0,$$

Z_n est donc la fonction hypergéométrique confluyente

$$F_1\left(n + \frac{v}{C}, 2n + \frac{u + v}{C}, x\right),$$

ce qui donne pour les solutions fondamentales de l'équation

$$e^{\lambda_n x} x^n F_1\left(n + \frac{v}{C}, 2n + \frac{u + v}{C}, x\right).$$

⁽¹⁴⁾ r_2 ne pourrait être entier que si l'on avait :

$n = \frac{u + v}{C} = 0$, ce qui entraînerait $r_1 = r_2 = 0$ et l'équation serait du second type de Fuchs;

$n = 1, \frac{u + v}{C} = 0$ ou $n = 0, \frac{u + v}{C} = 1$, ce qui entraînerait $r = 0, 1$ et seule la valeur 1 donnerait une solution entière.

On peut (le cas général s'en déduisant immédiatement) supposer que la fréquence initiale q_0 du gène a est connue, ce qui impose à la solution recherchée de satisfaire à la condition initiale

$$(5) \quad F(x, \tau) \rightarrow e^{q_0 x} \quad \text{lorsque } \tau \rightarrow +0.$$

Nous allons montrer qu'on peut, par combinaison linéaire de solutions fondamentales, construire une solution de (a) satisfaisant à cette condition initiale et dont on vérifiera qu'elle est de classe C. On cherche donc à déterminer des coefficients h_n tels que

$$(6) \quad e^{q_0 x} = \sum_{n=0}^{\infty} h_n x^n F_1(n + a, 2n + b, x)$$

(On a posé $a = \frac{v}{C}$, $b = \frac{u+v}{C}$ pour alléger les écritures).

L'identification des coefficients de x^p dans les deux membres de (6) donne

$$\begin{aligned} q_0^p &= \sum_{i=0}^p h_i \binom{p}{i} i! \frac{d^{p-i}}{dx^{p-i}} F_1(a+i, b+2i, x) \quad (x=0) \\ &= \sum_{i=0}^p h_i \frac{p!}{(p-i)!} \frac{\Gamma(a+p)}{\Gamma(a+i)} \frac{\Gamma(b+2i)}{\Gamma(b+p+i)} \end{aligned}$$

et en posant

$$(7) \quad y_i = h_i \frac{\Gamma(b+2i)}{\Gamma(a+i)},$$

$$\frac{q_0^p}{p! \Gamma(a+p)} = \sum_{i=0}^p \frac{y_i}{(p-i)! \Gamma(p+b+i)}.$$

Il suffit donc d'utiliser le lemme du chapitre I^{er} pour en déduire

$$(8) \quad \begin{cases} h_n = \frac{\Gamma(a+n)}{\Gamma(b+2n)} (b+2n-1) (-1)^n \sum_{p=0}^n \frac{(-q_0)^p}{p!} \frac{\Gamma(b+n-1+p)}{\Gamma(a+p)(n-p)!}, \\ h_n = \frac{\Gamma(a+n)}{\Gamma(b-1+2n)} \frac{(-1)^n}{n!} \frac{\Gamma(b-1+n)}{\Gamma(a)} \mathcal{F}_n(b-1, a, q_0), \end{cases}$$

\mathcal{F}_n étant un polynôme de Jacobi. En majorant a par un entier $A > 0$ et minorant b par 0, on pourra écrire

$$\begin{aligned} |h_n| &< \sum_{p=0}^n \frac{\Gamma(a+n)}{\Gamma(a+p)} \frac{\Gamma(b+n-1+p)}{\Gamma(b-1+2n)} \frac{1}{p!(n-p)!} \\ &< \frac{(A-1+n)!}{(2n-2)!} \sum_{p=0}^n \frac{(n-p+1) \dots (n+p-2)}{p!(A-1+p)!} < \frac{(A-1+n)!}{(2n-2)!} e^{An}. \end{aligned}$$

Il s'ensuit que $|h_n x^n F_1(a+n, b+2n, x)|$ admet pour majorante

$$\frac{(A-1+n)!}{(2n-2)!} e^{4n} |x|^n e^{|x|}$$

et que, par suite $\sum_{n \geq A+1} h_n x^n F_1(a+n, b+2n, x)$ admet pour majorante

$$e^{|x|} (e^4 |x|)^{A+1} \exp(e^4 |x|).$$

On montre ainsi que $\sum_n h_n x^n F_1(a+n, b+2n, x)$ et ses dérivées par rapport à x ainsi que

$\sum_n h_n \lambda_n x^n F_1(a+n, b+2n, x)$ admettent des majorantes de type exponentiel pour les valeurs h_n données par (8).

Le théorème d'Abel-Dirichlet entraîne enfin que la série

$$(9) \quad F(x, \tau) = \sum_{n=0}^{\infty} e^{\lambda_n \tau} h_n x^n F_1(a+n, b+2n, x)$$

et les séries dérivées par rapport à x et τ convergent absolument et uniformément pour x borné et $\tau \geq 0$. On définit donc à l'aide de (9) une fonction $F(x, \tau)$ satisfaisant à (a) et à la condition initiale. Cette fonction étant de classe \mathcal{C} , on est assuré de son unicité.

Si $u + v > 0$ (c'est-à-dire en présence de mutations), toutes les valeurs propres sont négatives, excepté la première λ_0 qui est nulle. Il s'ensuit que

$$F(x, \tau) \rightarrow F_1(a, b, x) \quad \text{lorsque } \tau \rightarrow +\infty,$$

$F_1(a, b, x)$ est la fonction caractéristique d'une distribution limite stationnaire indépendante des conditions initiales (cette distribution admet une densité de probabilité qu'on formera dans la sous-section C consacrée aux solutions stationnaires).

Si $u + v = 0$ (absence de mutations), les deux premières valeurs propres sont nulles, et par suite

$$F(x, \tau) \rightarrow F_1(0, 0, x) + h_1 x F_1(1, 2, x) \quad \text{lorsque } \tau \rightarrow +\infty.$$

La distribution limite est alors donnée par

$$1 + q_0(e^x - 1) = 1 - q_0 + q_0 e^x,$$

ce qui entraîne que le gène a sera éliminé avec la probabilité $1 - q_0$ tandis que le gène A le sera avec la probabilité q_0 . C'est le phénomène bien connu de l'élimination asymptotique d'un gène en l'absence de mutation. La population tend donc vers l'homogénéité génétique.

Remarque. — On peut donner une autre expression de cette solution en utilisant une représentation intégrale des fonctions hypergéométriques confluentes.

Si $0 < a < b$, c'est-à-dire si $u > 0$ et $v > 0$, on peut écrire

(10)

$$x^n F_1(a+n, b+2n, x) = \frac{\Gamma(b+2n)}{\Gamma(a+n)\Gamma(b-a+n)} x^n \int_0^1 e^{qx} q^{a+n-1} (1-q)^{b-a+n-1} dq,$$

ce qui donne en intégrant n fois par parties

$$= \frac{\Gamma(b+2n)}{\Gamma(b-a+n)} \frac{(-1)^n}{\Gamma(a)} \int_0^1 e^{qx} q^{a-1} (1-q)^{b-a-1} \mathcal{F}_n(b-1, a, q) dq$$

et conduit à

$$(11) \quad F(x, \tau) = \int_0^1 e^{qx} \varphi(q, \tau) dq,$$

avec

(12)

$$\varphi(q, \tau) = \sum_{n=0}^{\infty} e^{\lambda n \tau} h_n \frac{(-1)^n \Gamma(b+2n)}{\Gamma(a)\Gamma(b-a+n)} q^{a-1} (1-q)^{b-a-1} \mathcal{F}_n(b-1, a, q). \quad (15)$$

Si $0 < a = b$, c'est-à-dire $v = 0$, la formule (10) ne s'applique que pour $n > 0$ et, par intégration par parties, elle donne

$$x^n F_1(a+n, b+2n, x) = \frac{\Gamma(a+2n)}{\Gamma(a+n)\Gamma(n)} \left\{ e^{x(n-1)} + (-1)^n \int_0^1 e^{qx} [q^{a+n-1} (1-q)^{n-1}]^{(n-1)} dq \right\}.$$

La formule (11) est donc à modifier pour tenir compte de la masse concentrée en la borne 1. Résultats analogues si $u = 0$, $v \neq 0$.

B. — δ est du second degré.

L'équation (a) est ici

$$(a) \quad \boxed{\frac{\partial F}{\partial \tau} = x(Cx + t) \left(\frac{\partial F}{\partial x} - \frac{\partial^2 F}{\partial x^2} \right) + x \left(vF - (u+v) \frac{\partial F}{\partial x} \right)}$$

(15) Cette formule ayant déjà été donnée par Goldberg et Kimura [2], p. 16, nous renvoyons à ces auteurs pour la justification de la convergence uniforme de cette série de façon à légitimer l'écriture de (9) sous la forme (11). Dans le même article Kimura étudie le cas $a = b = 0$ (cas sans mutations, ni sélection) que nous n'aborderons pas, puisqu'il a été traité par une autre voie dans le paragraphe I du chapitre premier.

et l'on supposera, ainsi qu'on est autorisé à le faire, que $t > 0$. Les fonctions propres entières $K(x)$ de l'opérateur R , associées à la valeur propre λ sont solutions de l'équation

$$(1) \quad x(Cx + t)K'' + x(u + v - t - Cx)K' + (\lambda - vx)K = 0.$$

La valeur propre $\lambda = 0$ est en évidence et la fonction propre qui lui est associée est une fonction hypergéométrique confluyente, déduite de celle rencontrée dans le cas $t = 0$ en changeant x en $x + \frac{t}{C}$.

Si $\lambda \neq 0$, l'équation (1) est du type de Fuchs au voisinage des singularités $x = 0$ et $x = -\frac{t}{C}$. Les équations déterminantes sont respectivement

$$\begin{aligned} r(r-1) &= 0, \\ r(r-1) + \frac{u+v}{C}r &= 0 \end{aligned}$$

et il y a au voisinage de chaque singularité une seule solution analytique (à un facteur constant près) qui, en général, n'est pas entière. Cherchons donc $K(x)$ sous la forme

$$K(x) = \sum_{i=1}^{\infty} a_i x^i.$$

Les relations de récurrence liant les coefficients sont (à part la première) à trois termes et permettent le calcul de proche en proche des a_i à partir de $a_1 \neq 0$

$$(2) \quad \begin{cases} 2ta_2 + (u + v - t + \lambda)a_1 = 0, \\ (i+1)ita_{i+1} + (Ci(i-1) + i(u+v-t) + \lambda)a_i - (v + C(i-1))a_{i-1} = 0. \end{cases}$$

On peut aussi les écrire

$$(3) \quad \frac{a_i}{a_{i-1}} = \frac{C(i-1) + v}{Ci(i-1) + i(u+v-t) + \lambda + (i+1)t \frac{a_{i+1}}{a_i}}.$$

Sous cette forme on remarque que $\frac{a_i}{a_{i-1}}$ tend vers zéro avec $\frac{1}{i}$, à moins que $\frac{a_{i+1}}{a_i}$ ne tende vers $-\frac{C}{t}$. Mais si ce dernier fait se produisait, la formule (3) dans laquelle on change i en $i+1$ entraînerait que $\frac{a_{i+2}}{a_{i+1}}$ devrait aussi tendre vers $-\frac{C}{t}$, ... et ainsi de suite. Dans ce cas, la fonction $K(x)$ ne serait pas entière.

Pour que $K(x)$ soit entière, il faut donc et il suffit, que $\frac{a_i}{a_{i-1}}$ tende vers zéro comme $\frac{1}{i}$. L'élimination de proche en proche des $\frac{a_{i+1}}{a_i}$ dans (3) conduit à la fraction continue

$$(4) \quad \frac{a_2}{a_1} = \frac{C + v}{2C + 2(u + v - t) + \lambda} \left| \frac{3 \cdot 2t(2C + v)}{3 \cdot 2C + 3(u + v - t) + \lambda} \right| \frac{(i + 1)it(Ci + v)}{(i + 1)(Ci + u + v - t) + \lambda} \dots$$

dont la convergence est assurée en vertu du théorème suivant :

Si dans la fraction continue illimitée

$$b_0 + \frac{d_1}{b_1} + \frac{d_2}{b_2} + \dots + \frac{d_i}{b_i} + \dots$$

d_i et b_i sont des polynômes en i , celle-ci converge quand le degré de d_i est inférieur au double du degré de b_i ⁽¹⁶⁾.

Or ici

$$d_i = (i + 1)it(Ci + v) \quad (\text{degré } 3)$$

et

$$b_i = (i + 1)(Ci + u + v - t) + \lambda \quad (\text{degré } 2).$$

En éliminant $\frac{a_2}{a_1}$ entre (4) et la première relation (2) on obtiendra l'équation transcendante en λ donnant les valeurs propres.

Cette équation, tout en permettant le calcul des valeurs propres, est peu commode pour leur étude, et il est préférable à cette fin d'utiliser les relations (2) ⁽¹⁷⁾.

PROPRIÉTÉ. — Les valeurs propres sont pour $i \geq 1$ inférieures à

$$- \text{Min}(C(i - 1) + u + v - t)i.$$

Supposons, en effet, que

$$\lambda \geq - \text{Min}(C(i - 1) + u + v - t)i \quad (i \geq 1),$$

on aura

$$(5) \quad \lambda + Ci(i - 1) + i(u + v - t) \geq 0.$$

⁽¹⁶⁾ Règle citée par Campbell [3], p. 16.

⁽¹⁷⁾ La nullité de l'un des a_i peut se présenter (mais pas celle de deux coefficients consécutifs, ce qui entraînerait la nullité de tous). λ doit alors être zéro d'une équation algébrique, condition de comptabilité des $i - 1$ premières équations (2), et d'une équation transcendante définie par la fraction continue attachée aux équations (2) de rang postérieur à i . On vérifie que ce cas particulier rentre sans difficultés dans le cas général.

Si l'on prend $a_1 = 1 > 0$, il vient

$$a_2 \leq 0, \quad a_3 > 0, \quad a_4 \leq 0, \quad \dots$$

ainsi qu'il apparaît sur les relations (2). De plus, deux a_i consécutifs ne pouvant être nuls, dès que i est assez grand pour que (5) soit une inégalité stricte, on sera assuré que tous les coefficients ultérieurs sont non nuls. La formule (3) donne alors

$$Ci(i-1) + i(u+v-t) + \lambda + (i+1)it \frac{a_{i+1}}{a_i} < 0,$$

d'où

$$\left| \frac{a_{i+1}x^{i+1}}{a_i x^i} \right| = -|x| \frac{a_{i+1}}{a_i} > |x| \frac{Ci(i-1) + i(u+v-t) + \lambda}{(i+1)it}.$$

Le second membre tend vers $\frac{C}{t}|x|$ lorsque $i \rightarrow +\infty$. Il s'ensuit que pour les valeurs de λ considérées, la série $\sum a_i x^i$ diverge dès que $|x| > \frac{t}{C}$. La fonction correspondante n'est donc pas entière, et ces valeurs de λ ne sont pas valeurs propres.

En particulier, si $0 < t \leq u+v$, toutes les valeurs propres autres que $\lambda = 0$ sont strictement négatives.

Premier cas particulier : $u = v = 0$. — L'équation (1) se réduit à

$$(6) \quad x(Cx + t)(K' - K'') = \lambda K$$

et la recherche des fonctions propres se simplifie notablement. En effet, les fonctions K devant être entières sont non singulières en 0 et $-\frac{t}{C}$ ainsi que leurs dérivées et, par suite, satisfont à

$$(7) \quad K(0) = K\left(-\frac{t}{C}\right) = 0 \quad \text{si } \lambda \neq 0,$$

leur recherche est donc remplacée par l'étude d'un problème de Sturm-Liouville portant sur l'équation réduite (cf. G. Malécot [7]).

$$(8) \quad \frac{d}{dx} \left(e^{-x} \frac{dK}{dx} \right) + \frac{\lambda e^{-x} K}{x(Cx + t)} = 0.$$

Ce problème de Sturm est singulier, car le coefficient de K est infini aux bornes de l'intervalle fondamental. Mais, comme ce coefficient garde un signe constant sur $\left[-\frac{t}{C}, 0\right]$ le problème est néanmoins résoluble, à condi-

tion de restreindre la classe dans laquelle les fonctions propres sont recherchées, en surajoutant aux conditions de valuation aux bornes, des conditions de comportement. C'est ce qui se passe ici puisque les fonctions $K(x)$ étant entières, les conditions (7) entraînent qu'en 0 (resp. en $-\frac{t}{C}$) $K(x)$ doit être un infiniment petit d'ordre au moins égal à 1 par rapport à l'infiniment petit principal x (resp. $x + \frac{t}{C}$). Les démonstrations usuelles, traitant l'équation de Liouville comme équation d'Euler d'un problème de calcul de variations ⁽¹⁸⁾, restent alors valables et l'on en déduit que les valeurs propres sont toutes négatives, les solutions propres associées étant orthogonales et formant un système complet. On doit entendre par là, la convergence en moyenne quadratique de la série de Fourier associée à une fonction $f(x)$, mais uniquement si celle-ci satisfait aux conditions aux bornes et de plus est normalisable, c'est-à-dire si

$$\int_{-\frac{t}{C}}^0 f^2(x) \frac{dx}{x(Cx + t)} \text{ a un sens.}$$

A ces fonctions propres du problème de Sturm, il faudra naturellement adjoindre les fonctions 1 et e^x associées à la valeur propre $\lambda = 0$.

Transformons (8) en posant

$$(9) \quad x + \frac{t}{C} = 2k(y + 1), \quad x = 2k(y - 1) \quad \left(k = \frac{t}{4C}\right)$$

et

$$K(x) = e^{ky}U(y),$$

il vient

$$(10) \quad (1 - y^2)U'' - \left(k^2(1 - y^2) + \frac{\lambda}{C}\right)U = 0.$$

Sur $[-1, +1]$ on peut poser $y = \sin z$, ce qui nous conduit à rechercher pour l'équation

$$(11) \quad \frac{d^2U}{dz^2} + \operatorname{tg} z \frac{dU}{dz} + \left(-k^2 - \frac{\lambda}{C} + k^2 \sin^2 z\right)U = 0$$

des solutions admettant par rapport à z la période 2π .

Ce seront donc « les fonctions de Mathieu associées »

$$pe_n^{-\frac{1}{2}}(z)$$

⁽¹⁸⁾ Voir, par exemple, Morse et Feshbach, p. 736.

se réduisant pour $k = 0$ (c'est-à-dire pour $t = 0$) aux polynômes de Gegenbauer $C_n^{-\frac{1}{2}}(\sin z)$ (19).

Les solutions propres de (6) sont ainsi données pour $x \in \left[-\frac{t}{C}, 0\right]$ par

$$(12) \quad e^{ky} p e_n^{-\frac{1}{2}}(z) = e^{\frac{x}{2} + \frac{t}{4C}} p e_n^{-\frac{1}{2}} \left(\text{Arc sin} \left(\frac{2C}{t} x + 1 \right) \right).$$

On pose

$$f(x) = F(x, +0) - A - B e^x,$$

les A et B étant choisis tels que

$$(13) \quad \begin{cases} F(0, +0) - A - B = 0. \\ F\left(-\frac{t}{C}, +0\right) - A - B e^{-\frac{t}{C}} = 0. \end{cases}$$

$f(x)$ satisfaisant aux conditions posées et étant de plus continûment différentiable, est somme de sa série de Fourier

$$(14) \quad f(x) = \sum_n a_n e^{ky} p e_n^{-\frac{1}{2}}(z),$$

les a_n étant donnés par

$$\int_0^\pi f(2k \sin z - 2k) e^{-k \sin z} \frac{p e_n^{-\frac{1}{2}}(z)}{\cos z} dz = a_n \int_0^\pi \frac{p e_n^{-\frac{1}{2}}(z) p e_n^{-\frac{1}{2}}(z)}{\cos z} dz = a_n$$

en supposant que les $p e_n^{-\frac{1}{2}}(z)$ ont été normés.

La série (14) est non seulement absolument et uniformément convergente, mais deux fois dérivable terme à terme, comme le montre l'étude du comportement asymptotique des valeurs propres λ , des coefficients de Fourier a_n , et des fonctions propres.

On en déduit (théorème d'Abel-Dirichlet) que la fonction

$$(15) \quad \boxed{F(x, \tau) = A + B e^x + \sum_n a_n e^{\lambda_n \tau + \frac{x}{2} + \frac{t}{4C}} p e_n^{-\frac{1}{2}} \left(\text{Arc sin} \left(\frac{2C}{t} x + 1 \right) \right)}$$

est une solution (a) satisfaisant aux conditions initiales [la convergence de la série déduite de (15) par dérivation terme à terme par rapport à τ s'établit immédiatement en utilisant (6)].

(19) Les notations sont celles de R. Campbell [1].

La formule (15) ne donne cette solution que pour $x \in \left[-\frac{t}{C}, 0\right]$, mais en la prolongeant analytiquement on obtient la solution entière de classe C mise en évidence dans la théorie générale. En effet, si cela n'était pas, il existerait une autre solution $F_1(x, \tau)$ qui, elle, serait de classe C . Alors $F - F_1$ admettrait, au moins pour $x \in \left[-\frac{t}{C}, 0\right]$, une transformée de Laplace par rapport à τ

$$K(x, s) = L \{ F(x, \tau) - F_1(x, \tau) \}$$

satisfaisant, quel que soit $s \geq s_0 > 0$ (s_0 étant pris assez grand), à

$$x(Cx + t)(K' - K'') = sK.$$

Cette fonction K devant être non singulière pour $x = 0$ et $x = -\frac{t}{C}$, s devrait être valeur propre de R , ce qui est incompatible avec $s \geq s_0 > 0$. K est, par suite, identiquement nulle et le prolongement analytique de (15) donne une solution de classe C ; ce qui assure l'unicité.

Remarque. — Le prolongement analytique des fonctions propres se réalise à l'aide d'une représentation intégrale ⁽²⁰⁾ de $pe_n^{-\frac{1}{2}}(z)$

$$\begin{aligned} pe_n^{-\frac{1}{2}}(z) &= \mu_n \int_{-\frac{\pi}{2}}^{+\frac{\pi}{2}} e^{k \sin z \sin \xi} \frac{pe_n^{-\frac{1}{2}}(\xi)}{\cos \xi} d\xi \\ &= \mu_n \int_0^1 e^{k(2q-1)\sin z} \frac{pe_n^{-\frac{1}{2}}(\text{Arc sin}(2q-1))}{1 - (2q-1)^2} 2 dq, \end{aligned}$$

d'où l'expression des fonctions propres

$$e^{\frac{x}{2} + \frac{t}{4C}} pe_n^{-\frac{1}{2}} \left(\text{Arc sin} \left(\frac{2C}{t} x + 1 \right) \right) = \frac{\mu_n}{2} \int_0^1 e^{q \left(x + \frac{t}{2C} \right)} \frac{pe_n^{-\frac{1}{2}}(\text{Arc sin}(2q-1))}{q(1-q)} dq,$$

μ_n se détermine en donnant à x une valeur particulière.

Deuxième cas particulier : $u = v = C$. — L'équation (1) va s'écrire

$$(16) \quad x(Cx + t)(K' - K'') + Cx(K - 2K') = \lambda K.$$

Pour $\lambda = 0$, on obtient une solution stationnaire exprimée à l'aide d'une

⁽²⁰⁾ Voir R. Campbell [1], p. 215 et [2], p. 226.

fonction hypergéométrique confluyente, dont on sait qu'elle est fonction génératrice d'une distribution de probabilité complètement continue

$$K_0(x) = \frac{F_1\left(1, 2, x + \frac{t}{C}\right)}{F_1\left(1, 2, \frac{t}{C}\right)}.$$

Pour $\lambda \neq 0$, on remarque que, en posant

$$(17) \quad K(x) = \int_0^1 e^{qx} H'(q) dq, \quad H(0) = H(1) = 0,$$

on pourra écrire (16) sous la forme ⁽²¹⁾

$$\int_0^1 e^{qx} \{ q(1-q)(CH'' - tH') - \lambda H \} dq = 0.$$

(17) donnera donc une infinité de fonctions propres à condition de prendre $H(q)$ solution de

$$(18) \quad q(1-q)(CH'' - tH') - \lambda H = 0.$$

Cette dernière équation n'est autre que l'équation (6) dans laquelle x a été changé en $\frac{t}{C}(q-1)$. A la valeur propre λ_n on associera donc la fonction propre

$$(19) \quad K_n(x) = \int_0^1 e^{qx} d \left\{ e^{\frac{t}{4C}(2q-1)} p e_n^{-\frac{1}{2}}(\text{Arc sin}(2q-1)) \right\}$$

et l'on va chercher à exprimer $F(x, \tau)$ directement sous forme intégrale.

Si l'on suppose que $F(x, +0) \in \mathfrak{L}$, la distribution de probabilité initiale étant *complètement continue*, on pourra poser

$$(20) \quad F(x, +0) - K_0(x) = \int_0^1 e^{qx} df(q),$$

$f(q)$, différence de deux fonctions de répartition, étant continûment différentiable sur $[0, 1]$ et nulle aux bornes de cet intervalle. Comme $f(q)$ admet une dérivée finie en 0 et 1, cette dernière fonction sera donc en 0 (resp. en 1) un infiniment petit d'ordre au moins égal à 1 par rapport à l'infiniment petit principal x (resp. $1-x$). En procédant comme ci-dessus, on pourra donc exprimer $f(q)$ comme somme de sa série de Fourier et l'on introduira la fonction

$$(21) \quad \Phi(q, \tau) = \sum_n a_n e^{\lambda_n \tau + \frac{t}{4C}(2q-1)} p e_n^{-\frac{1}{2}}(\text{Arc sin}(2q-1)),$$

⁽²¹⁾ Voir G. Malécot [I], p. 48.

les coefficients a_n étant donnés par

$$a_n = \int_0^\pi f\left(\frac{1 + \sin z}{2}\right) e^{-\frac{t}{4C} \sin z} \frac{P e_n^{-\frac{1}{2}}(z)}{\cos z} dz ;$$

$\Phi(q, \tau)$ sera solution de l'équation

$$\frac{\partial \Phi}{\partial \tau} = q(1 - q) \left(C \frac{\partial^2 \Phi}{\partial q^2} - t \frac{\partial \Phi}{\partial q} \right)$$

et satisfait de plus à $\Phi(q, 0) = f(q)$. Il s'ensuit que

$$(22) \quad F(x, \tau) = K_0(x) + \int_0^1 e^{qx} d\Phi(q, \tau)$$

satisfait à l'équation (a), à la condition initiale à cause de (20), et enfin est de classe \mathcal{C} . Cette dernière propriété qui résulte immédiatement du fait que $\Phi(q, \tau)$ est déjà par rapport à q et τ une fonction de classe \mathcal{C} (cf. l'étude faite ci-dessus pour $u = v = 0$) entraîne évidemment que (22) est la seule solution de (a) satisfaisant aux conditions posées.

C. — Solutions stationnaires.

Elles sont données par l'équation

$$(1) \quad x \frac{w}{2} \left(\frac{\partial}{\partial x} \right) F + \delta \left(\frac{\partial}{\partial x} \right) F = 0, \quad \text{avec} \quad \frac{w}{2}(z) = Cz(1 - z).$$

Cette équation ne présente en général pas de point singulier à distance finie et toutes ses solutions sont par suite entières, sauf si δ est de degré r inférieur ou égal à 2, l'équation étant alors hypergéométrique confluyente. On peut dans tous les cas utiliser la méthode de Laplace, bien que le coefficient de la dérivée d'ordre le plus élevé puisse être constant.

Avec un chemin d'intégration à préciser, on cherche donc $F(x)$ sous la forme

$$(2) \quad F(x) = \int_\alpha^\beta e^{zx} U(z) dz,$$

d'où

$$(3) \quad \int_\alpha^\beta e^{zx} \left(x \frac{w}{2}(z) + \delta(z) \right) U(z) dz = 0$$

qui sera satisfaite si

$$(4) \quad \left\{ \begin{array}{l} \left[e^{zx} \frac{w}{2}(z) U(z) \right]_\alpha^\beta = 0, \\ \delta(z) U(z) - \frac{d}{dz} \left(\frac{w}{2}(z) U(z) \right) = 0. \end{array} \right.$$

On choisira donc

$$(5) \quad U(z) = \frac{2K}{w(z)} e^{2 \int \frac{\delta(z)}{w(z)} dz} = K z^{\frac{d_0}{C}-1} (1-z)^{-\sum_i \frac{d_i}{C}-1} \exp \int E(z) dz,$$

$$\frac{1}{2} E(z), \text{ partie entière de } \frac{\delta}{w} \text{ étant un polynôme de degré } r-2$$

L'étude générale a montré que si les conditions

$$(6) \quad \begin{aligned} d_0 + C(n_1 - 1) &= 0 \\ - \sum_i d_i + C(n_2 - 1) &= 0 \quad (n_1, n_2 \in \mathbb{Z}^+) \end{aligned}$$

ne sont pas simultanément satisfaites, c'est-à-dire si $U(z)$ n'admet pas 0 et 1 pour pôles, il y a (à une constante multiplicative près) une et une seule solution de type exponentiel.

On peut déterminer cette solution en prenant $\alpha = \beta$ et en utilisant les contours γ et γ' issus de ce point et entourant respectivement 0 et 1. On prendra pour chemin d'intégration γ et γ' parcourus dans un certain sens, puis de nouveau ces deux contours, mais parcourus en sens inverse. Tous les points du chemin d'intégration étant à distance finie de l'origine, la solution construite sera de type exponentiel. On peut même montrer qu'elle admet pour majorante $M e^{(1+\varepsilon)x}$ quel que soit $\varepsilon > 0$, en choisissant γ et γ' à l'intérieur du disque de centre O et de rayon $1 + \varepsilon$.

Si $\frac{d_0}{C} > 0$ on peut prendre $\alpha = \beta = 0$ et utiliser un contour entourant 1 (résultats analogues si $-\sum_i \frac{d_i}{C} > 0$).

Si $\frac{d_0}{C} > 0$, $-\sum_i \frac{d_i}{C} > 0$ on peut enfin prendre $\alpha = 0$, $\beta = 1$ avec un

chemin d'intégration rectiligne réel. On montre dans ce cas que la solution construite admet $M e^x$ pour majorante.

Si l'une des conditions (6) est satisfaite, par exemple la première, $U(z)$ sera méromorphe au voisinage de 0. On satisfait donc à (4) en prenant $\alpha = \beta$ et en utilisant un contour simple entourant l'origine sans entourer 1. $F(x)$ s'obtient par un calcul de résidu et est à une constante près égal à

$$\begin{aligned} \text{Rés}_{z=0} (e^{zx} U(z)) &= \frac{1}{(n_1 - 1)!} \left\{ \frac{d^{n_1-1}}{dz^{n_1-1}} [z^{n_1} e^{zx} U(z)] \right\}_{z=0} \\ &= \frac{1}{(n_1 - 1)!} \sum_{i=0}^{n_1-1} \frac{x^i}{i!} \frac{d^{n_1-1}}{dz^{n_1-1}} [z^{n_1+i} U(z)]_{z=0}. \end{aligned}$$

Si les deux conditions (6) sont satisfaites, $U(z)$ sera méromorphe dans tout le plan et, en prenant $\alpha = \beta$ et deux contours simples entourant respectivement (et de façon exclusive) 0 et 1, on obtiendra les solutions cherchées. On a donc la solution ci-dessus et la suivante :

$$\begin{aligned} \text{Rés}_{z=1} (e^{zx} U(z)) &= e^x \text{Rés} (e^{(z-1)x} U(z))_{z=1} \\ &= \frac{e^x}{(n_2 - 1)!} \sum_{i=0}^{n_2-1} \frac{x^i}{i!} \frac{d^{n_2-1}}{dz^{n_2-1}} [(z-1)^{n_2+i} U(z)]_{z=1}. \end{aligned}$$

Ces deux solutions, qui sont toutes deux de type exponentiel, sont évidemment linéairement indépendantes.

Il serait intéressant dans la mesure du possible, d'examiner aussi toutes les autres solutions de l'équation (1), c'est-à-dire celles qui ne sont pas de type exponentiel. On construit sans peine certaines d'entre elles de la façon suivante :

$\int E(z) dz$ étant de degré $r - 1$, dès que r sera supérieur à 2 on pourra satisfaire à (4) en prenant α et β à l'infini (en les choisissant de façon à rendre la partie réelle de ce polynôme négative). Par exemple, si le coefficient de z^{r-1} est négatif, on pourra choisir pour α et β des points à l'infini d'argument $\frac{2K\pi}{r-1}$. Si l'un des points 0 et 1 est un point singulier essentiel, on pourra utiliser un lacet l'entourant avec $\alpha = \beta$ à l'infini.

De façon générale, il est difficile de déterminer si ces diverses solutions sont linéairement indépendantes ou non ; nous nous bornerons donc à faire cette étude avec les restrictions propres à la génétique.

On pose donc

$$\delta(q) = v - (u + v)q + q(1 - q)(t + wq),$$

d'où

$$d_0 = v \geq 0, \quad - \sum_i d_i = u \geq 0, \quad \int E(z) dz = \frac{t}{C} z + \frac{w}{2C} z^2.$$

La théorie de l'équation de Gauss résolvant totalement le cas $w = 0$, on posera successivement $w > 0$, puis $w < 0$.

a. Si $u > 0$ et $v > 0$, $w < 0$. En prenant pour chemins d'intégration les segments réels $[0, 1]$, $[1, + \infty]$ et $[- \infty, 0]$ et en choisissant convenablement dans chacun de ces cas la détermination de la fonction multiforme $z^{\frac{v}{C}-1} (1 - z)^{\frac{u}{C}-1}$, ainsi que la constante K , de façon à avoir $U(z) > 0$,

on pourra construire les trois intégrales particulières de (1) suivantes :

$$(7) \quad \begin{cases} \Phi_0(x) = \int_0^1 e^{\rho x} \rho^{\frac{v}{c}-1} (1-\rho)^{\frac{u}{c}-1} e^{\frac{t}{c}\rho + \frac{w}{2c}\rho^2} d\rho, \\ \Phi_1(x) = \int_1^{+\infty} e^{\rho x} \rho^{\frac{v}{c}-1} (\rho-1)^{\frac{u}{c}-1} e^{\frac{t}{c}\rho + \frac{w}{2c}\rho^2} d\rho, \\ \Phi_2(x) = \int_{-\infty}^0 e^{\rho x} (-\rho)^{\frac{v}{c}-1} (1-\rho)^{\frac{u}{c}-1} e^{\frac{t}{c}\rho + \frac{w}{2c}\rho^2} d\rho. \end{cases}$$

On vérifie sans peine que

$$\begin{aligned} |\Phi_0(x)| &\leq \begin{cases} \Phi_0(0) & (x \leq 0), \\ e^x \Phi_0(0) & (x \geq 0); \end{cases} \\ |\Phi_1(x)| &\geq e^{(1+\varepsilon)x} \int_{1+\varepsilon}^{+\infty} \rho^{\frac{v}{c}-1} (\rho-1)^{\frac{u}{c}-1} e^{\frac{t}{c}\rho + \frac{w}{2c}\rho^2} d\rho \begin{cases} (\varepsilon > 0), \\ (x \geq 0); \end{cases} \\ |\Phi_2(x)| &\begin{cases} \leq \Phi_2(0) & (x \geq 0); \\ \geq e^{\varepsilon|x|} \int_{-\infty}^{-\varepsilon} (-\rho)^{\frac{v}{c}-1} (1-\rho)^{\frac{u}{c}-1} e^{\frac{t}{c}\rho + \frac{w}{2c}\rho^2} d\rho & \begin{cases} (\varepsilon > 0), \\ (x \leq 0); \end{cases} \end{cases} \end{aligned}$$

ce qui entraîne l'indépendance linéaire des trois solutions. En effet, s'il existait des constantes a, b, c non toutes nulles telles que

$$a\Phi_0 + b\Phi_1 + c\Phi_2 = 0,$$

on vérifierait en faisant tendre x vers $+\infty$ que $b = 0$. Ensuite, en faisant tendre x vers $-\infty$, on montre que $c = 0$, ce qui entraîne finalement $a = 0$.

b . Si $w > 0$, on conserve la solution Φ_0 et l'on calcule Φ_1 et Φ_2 sur les demi-axes des imaginaires pures. Ces deux nouvelles solutions sont non nulles, comme on le vérifie en prenant x imaginaire pure de même argument que z , ce qui permet de mettre Φ_1 (par exemple) sous la forme

$$\int_0^{+\infty} e^{-|x|\rho} U(i\rho) i d\rho.$$

Cette intégrale se décompose en deux transformées de Laplace réelles qui ne sauraient être nulles qu'avec $U(i\rho)$, ce qui n'a pas lieu. D'autre part, Φ_1 et Φ_2 sont des fonctions entières en x bornées, l'une dans le demi-plan $\Im(x) \geq 0$, l'autre dans le demi-plan $\Im(x) \leq 0$. Ces deux fonctions sont, par suite, linéairement indépendantes, puisque leur dépendance linéaire entraînerait qu'elles seraient bornées dans tout le plan, et par suite constantes (théorème de Liouville), ce qui n'est pas puisque, à cause de $v > 0$, (1) n'admet pas de solutions constantes non nulles. D'autre part, on montre sans peine

que $\Phi_0(x)$ croît indéfiniment lorsque x réel tend vers $+\infty$; cette fonction est, par suite, linéairement indépendante des deux précédentes.

c. Si l'un des u, v est nul, par exemple u , on remplace Φ_0 par e^x . Si $w > 0$, il n'y a pas d'autres modifications à apporter. Par contre, si $w < 0$, Φ_1 n'a plus de sens et sera remplacé par une intégrale prise de 0 à $+\infty$ en empruntant par exemple un demi-cercle de centre 1 et de rayon 1, puis l'axe réel positif. L'indépendance linéaire des trois solutions s'établit sans peine.

d. Si enfin $u = v = 0$, on utilise les solutions 1 et e^x , et une troisième sera construite en prenant pour chemin d'intégration l'axe réel si $w < 0$, l'axe des imaginaires pures si $w > 0$, en ayant soin d'éviter les pôles 0 et 1. Si $w > 0$, on peut aussi utiliser une parallèle quelconque à l'axe des imaginaires pures. On achève comme précédemment.

Ces démonstrations ne se généralisent pas aisément lorsque le degré de δ est plus élevé.

Si δ est de degré 4, par un choix convenable de l'allèle sur lequel on travaille, il est possible d'assurer la négativité du coefficient de z^4 dans $\delta(z)$. On a vu, en effet, dans la note (11), que si δ était de degré 2, on pouvait choisir arbitrairement le signe du terme de degré le plus élevé dans $\delta(z)$, et cette propriété reste vraie dans tous les cas où δ est un polynôme de degré pair. Si u et v sont positifs, on obtient deux solutions Φ_0 et Φ_1 en utilisant les chemins d'intégration réels $(0, 1)$ et $(1, +\infty)$, puis deux solutions Φ_2 et Φ_3 sur les demi-axes issus de l'origine et d'angle polaire respectivement $\frac{2\pi}{3}$ et $\frac{4\pi}{3}$. S'il existait une combinaison linéaire telle que

$$a\Phi_0 + b\Phi_1 + c\Phi_2 + d\Phi_3 = 0,$$

en faisant tendre x vers $+\infty$ par valeurs réelles, on en déduirait la nullité de a , puis celle de b . Il faut ensuite montrer que Φ_2 et Φ_3 ne sont ni nuls, ni multiples l'un de l'autre, ce qui n'est pas évident. On pourra s'appuyer sur le fait que

$$\Phi_2(x) = \overline{\Phi_3(x)}.$$

Si δ est de degré 5, on ne peut plus choisir le signe du coefficient de z^5 dans $\delta(z)$. Toutefois, si ce coefficient est négatif tandis que u et v sont positifs, on peut obtenir cinq solutions, en utilisant les chemins d'intégration réels $(0, 1)$, $(1, +\infty)$, $(-\infty, 0)$ qui donnent les solutions Φ_0 , Φ_1 et Φ_2 , puis les deux demi-axes des imaginaires pures qui donnent Φ_3 et Φ_4 . On montre qu'une combinaison linéaire telle que

$$a\Phi_0 + b\Phi_1 + c\Phi_2 + d\Phi_3 + e\Phi_4 = 0$$

est impossible, car en faisant x réel tendant vers $\pm \infty$, on établit la nullité de b et c (voir étude pour $w < 0$), puis la nullité de a et enfin de d et e (cf. cas où $w > 0$).

IV. — ÉTUDE DE QUELQUES ÉQUATIONS VOISINES

Il est intéressant d'examiner dans quelle mesure les méthodes générales appliquées dans les sections précédentes à l'équation (a), peuvent être transposées à des équations paraboliques du même type

$$(1) \quad \frac{\partial F}{\partial \tau} = R(F),$$

R étant toujours un opérateur différentiel linéaire indépendant de τ , mais d'expression un peu plus complexe que dans l'équation (a). Un exemple d'intérêt particulier est fourni par l'équation attachée au modèle de M. Kimura, sur laquelle nous nous pencherons en premier lieu. Deux autres équations (1) seront ensuite abordées pour leur simple parenté analytique avec (a).

1. Ainsi que nous l'avons signalé dans l'introduction, le caractère aléatoire de la sélection a été introduit par M. Kimura dans un isolat d'effectif infini de la façon suivante :

On suppose que l'allèle a présente sur l'allèle A un avantage sélectif donné par

$$\sigma q(1 - q),$$

σ étant une aléatoire de moyenne $\bar{\sigma}$ et de variance V_σ .

L'équation de diffusion écrite pour la densité de probabilité $\varphi(q, \tau)$ est alors ⁽²²⁾

$$(2) \quad \frac{\partial \varphi}{\partial \tau} = \frac{V_\sigma}{2} \frac{\partial^2}{\partial q^2} \{ q^2(1 - q)^2 \varphi \} - \bar{\sigma} \frac{\partial}{\partial q} \{ q(1 - q) \varphi \}$$

et, par suite, pour la fonction caractéristique $F(x, \tau) = \mathcal{M} \{ e^{xq} \}$, elle sera

$$(3) \quad \frac{\partial F}{\partial \tau} = \frac{V_\sigma}{2} x^2 \left(\frac{\partial^2 F}{\partial x^2} - 2 \frac{\partial^3 F}{\partial x^3} + \frac{\partial^4 F}{\partial x^4} \right) + \bar{\sigma} x \left(\frac{\partial F}{\partial x} - \frac{\partial^2 F}{\partial x^2} \right)$$

qu'on pourra encore noter

$$(4) \quad \frac{\partial F}{\partial \tau} = x^2 \frac{w}{2} \left(\frac{\partial}{\partial x} \right) F + x \delta \left(\frac{\partial}{\partial x} \right) F,$$

⁽²²⁾ Voir Kimura [3], p. 36.

$w(q)$ n'étant plus la variance d'une loi de Bernoulli, mais étant maintenant donnée par

$$w(q) = V_\sigma q^2(1 - q)^2.$$

A cette modification près, l'équation (4) est du même type que l'équation (a) étudiée jusqu'à présent, et il est intéressant d'examiner dans quelle mesure l'abandon de l'expression particulière pour $w(q)$ donnée par la loi de Bernoulli, modifie les résultats. Pour plus de généralité, on reprendra l'étude de l'équation (4) en supposant que w et δ sont des polynômes de degré arbitraire; des hypothèses complémentaires seront ultérieurement posées.

A. Notons

$$R(F) = x^2 \sum_{i=0}^p e_i F^{(i)} + x \sum_{i=0}^r d_i F^{(i)}$$

et essayons d'appliquer à l'équation déduite de (4) par la transformation de Laplace, le procédé d'itération déjà utilisé dans la section I. Les $g_n(s)$ seront donnés par

$$\alpha^n \frac{s}{n!} g_n = \sum_{i=0}^p e_i \frac{\alpha^{n+i-2}}{(n-2)!} g_{n+i-2} + \sum_{i=0}^r d_i \frac{\alpha^{n+i-1}}{(n-1)!} g_{n+i-1} + \frac{f_n(0)}{n!}$$

et le théorème de Koch ne sera applicable que si

$$(5) \quad \left\{ \begin{array}{l} e_2 < 0, \\ \frac{1}{|e_2|} \sum_{i \neq 2} |e_i| \alpha^{i-2} < 1, \end{array} \right.$$

conditions qui ne sont qu'exceptionnellement réalisables. Toutefois, si $e_0 = e_1 = 0$, il est possible de satisfaire à (5) si $e_2 < 0$; mais la valeur choisie pour α peut être inférieure à 1, et l'expression $\frac{f_n(0)}{\alpha^n n(n-1)}$ ne sera plus nécessairement bornée. Les itérations ne convergent donc qu'avec certaines conditions initiales.

La méthode ne s'applique donc pas à l'équation (3), puisque $e_2 > 0$, mais on peut parfois l'appliquer à l'équation (4) lorsque

$$w(q) = V_\sigma q^2(1 - q)^2 + \frac{q(1 - q)}{2N},$$

variance que M. Kimura considère également quand la population a un effectif fini ⁽²³⁾. Les conditions (5) s'écrivent

$$(6) \quad \begin{cases} V_{\sigma} < \frac{1}{2N}, \\ \frac{1}{2N}(1 - \alpha) + V_{\sigma} \alpha(1 + \alpha)^2 < 0 \end{cases}$$

et l'on peut les réaliser avec $\alpha > 1$ si V_{σ} est suffisamment faible devant $\frac{1}{2N}$.

B. Dans les sections précédentes on a constaté que lorsque $w(q)$ est la variance de Bernoulli et qu'il n'y a pas de mutations $\delta(0) = \delta(1) = 0$, les seules solutions stationnaires acceptables sont de la forme

$$a + b e^x, \quad a \geq 0, \quad b \geq 0, \quad a + b = 1.$$

q ne peut prendre que les valeurs 0 et 1, ce qui correspond à l'homogénéité génétique, la population ne présentant alors que le gène a ou que le gène A . Ce résultat est indépendant de la présence ou l'absence de sélection, et nous allons examiner dans quels cas il se conserve, lorsqu'on prend pour $w(q)$ des expressions plus générales.

Revenons donc à

$$(7) \quad x \frac{w}{2} \left(\frac{\partial}{\partial x} \right) F + \delta \left(\frac{\partial}{\partial x} \right) F = 0$$

dans le cas sans mutations, en supposant que $w(q)$ est un polynôme de degré quelconque, positif sur $[0, 1]$ et nul aux bornes de cet intervalle.

On recherchera les expressions de $w(q)$ entraînant l'homogénéité génétique et pour ce faire on supposera $F(x) \in \mathcal{L}$. w et δ s'annulant en 0 et 1 on notera les ordres de multiplicité de ces zéros α_0 et α'_0 (pour 0), α_1 et α'_1 (pour 1). Distinguons trois cas :

1° $\alpha_0 \leq \alpha'_0$, $\alpha_1 \leq \alpha'_1$: on pourra poser

$$(8) \quad \begin{cases} w(q) = 2q^k(1 - q)^h W(q) & (k \geq 1, h \geq 1); \\ \delta(q) = q^k(1 - q)^h S(q) & (W(q) > 0, q \in [0, 1]) \end{cases}$$

et l'on recherche une fonction de répartition $\Phi(q)$ définie sur $[0, 1]$ telle que

$$(9) \quad \int_0^1 e^{qx} q^k (1 - q)^h (x W(q) + S(q)) d\Phi(q) = 0,$$

⁽²³⁾ Voir Kimura [3], p. 39.

ce qui entraîne

$$d\Phi = 0, \quad q \in]0, 1[.$$

En effet, si cela n'était pas, $W(q)$ atteignant sur $[0, 1]$ son minimum qui est strictement positif et $S(q)$ étant borné, le premier membre de (9) pourrait être rendu strictement positif en choisissant $x > 0$ assez grand.

2° $\alpha_0 \leq \alpha'_0$, $\alpha_1 > \alpha'_1$ ou bien $\alpha_0 > \alpha'_0$, $\alpha_1 \leq \alpha'_1$:

Plaçons-nous par exemple dans le premier cas, le second se traitant de la même manière. On partira toujours de (9), mais avec

$$\begin{aligned} W(0) &\neq 0, \\ S(1) &\neq 0, \quad W(1) = 0 \end{aligned}$$

et l'on écrira

$$(10) \quad \int_0^{1-\eta} e^{ax} q^k (1-q)^h (xW + S) d\Phi + \int_{1-\eta}^1 e^{ax} q^k (1-q)^h (xW + S) d\Phi = 0.$$

On va montrer que

$$d\Phi > 0 \quad (q \in]0, 1[) \quad \text{est impossible.}$$

En effet, $S(1) \neq 0$, donc par exemple $S(1) > 0$, et en choisissant $\eta > 0$ assez petit on assurera $S(q) > 0$, $q \in [1 - \eta, 1]$. En prenant $x > 0$ on rend alors la seconde intégrale positive. $W(q)$ ayant sur $[0, 1 - \eta]$ un minimum positif on pourra ensuite rendre la première intégrale positive en prenant x assez grand en valeur absolue. (10) devient alors contradictoire et il s'ensuit que les masses de probabilité sont encore concentrées aux bornes

3° $\alpha_0 > \alpha'_0$, $\alpha_1 > \alpha'_1$: d'où

$$\begin{aligned} W(0) &= W(1) = 0, \\ S(0) &\neq 0, \quad S(1) \neq 0. \end{aligned}$$

Il est possible de déterminer $\eta > 0$ tel que S ne s'annule ni sur $[0, \eta]$ ni sur $[1 - \eta, 1]$. D'autre part, si $d\Phi \neq 0$ sur $]0, 1[$ on peut aussi choisir η assez petit pour que la variation de Φ sur $[\eta, 1 - \eta]$ soit positive, cette variation étant notée β (on choisit η de façon que ni η ni $1 - \eta$ ne soient des points de discontinuité pour Φ).

a. $S(q) > 0$ sur $[1 - \eta, 1]$: On écrit alors (9) sous la forme

$$(11) \quad \int_{1-\eta}^1 e^{ax} q^k (1-q)^h (xW + S) d\Phi + \int_0^\eta e^{ax} q^k (1-q)^h xW d\Phi \\ + \int_0^\eta e^{ax} q^k (1-q)^h S d\Phi + \int_\eta^{1-\eta} e^{ax} q^k (1-q)^h (xW + S) d\Phi = 0,$$

x étant choisi positif, les deux premières intégrales sont positives ou nulles. Si $\beta > 0$, la somme des troisième et quatrième intégrales pourra être rendue strictement positive.

La quatrième intégrale peut en effet être minorée par

$$(12) \quad e^{x\eta} \eta^{k+h} \{ x \text{ Min } W + \text{ Min } S \} \beta, \\ q \in [\eta, 1 - \eta],$$

tandis que la troisième peut, en valeur absolue, être majorée par

$$(13) \quad e^{x\eta} \eta^k \text{ Max } |S| \cdot \Phi(\eta - 0), \\ q \in [0, \eta].$$

Or sur $[\eta, 1 - \eta]$, $W(q)$ est strictement positif ainsi que sa borne inférieure et il est possible de choisir $x > A > 0$ tel que (12) soit strictement supérieur à (13). (11) serait alors contradictoire. L'hypothèse $\beta > 0$ est donc fautive et $\eta > 0$ étant arbitrairement petit, les masses de probabilité sont encore concentrées aux bornes.

b. $S(q) < 0$ sur $[1 - \eta, 1]$ et sur $[0, \eta]$: On choisira $x < 0$ et l'on écrira (9) sous la forme (11) les trois premières intégrales étant négatives, et la quatrième pouvant être rendue strictement négative en prenant x assez grand en valeur absolue. La conclusion est encore la même.

c. $S(q) > 0$, $q \in [0, \eta]$ et $S(q) < 0$, $q \in [1 - \eta, 1]$: L'homogénéité génétique n'est plus exigée comme le montre l'exemple simple suivant (le cas général pouvant d'ailleurs être traité facilement) :

$$w(q) = 2Cq^2(1 - q)^2, \\ \delta(q) = q(1 - q) \sum_i d_i q^i, \quad \sum_i d_i < 0. \quad d_0 > 0,$$

On peut alors écrire (7) sous la forme

$$F' - F'' = H, \\ C(H' - H'') + \sum_i d_i H^{(i)} = 0.$$

La première équation montre que si F est de classe C il en sera de même de H qui sera alors donnée de façon unique par la deuxième équation, sous la forme

$$H(x) = D \int_0^1 e^{qx} \varphi(q) dq \quad (D, \text{ constante arbitraire}).$$

Si, de plus, $\varphi(0) = \varphi(1) = 0$, c'est-à-dire si

$$d_0 > C \quad - \sum_i d_i > C,$$

on aura toutes les solutions de classe C de (7) sous la forme

$$F(x) = A + B e^x + D \int_0^1 e^{qx} \frac{\varphi(q)}{q(1-q)} dq$$

et en prenant A, B, D positifs tels que $A + B + D = 1$, on pourra mettre F sous la forme \mathcal{L} , avec une densité de probabilité entre 0 et 1, et des masses non infiniment petites aux bornes.

2. A. On remarque que, dans l'étude de l'équation (b), le fait que δ soit polynomial ne joue aucun rôle, et que les démonstrations ne seraient pas altérées si δ était somme d'une série entière en q , à condition que le rayon de convergence de celle-ci soit supérieur à 1.

D'autre part, l'application fructueuse du théorème de Koch à l'équation (b) réside dans la différence des degrés des multiplicateurs Cx^2 et x . Les calculs conduits sur cette équation, au début de ce chapitre, se généralisent donc à (1) lorsque

$$R(F) = \sum_{i=0}^p C_i x^i \sum_{i=0}^p e_i \frac{\partial^i F}{\partial x^i} + \sum_{i=0}^{p-1} a_i x^i \sum_{i=0}^r d_i \frac{\partial^i F}{\partial x^i}, \quad e_2 < 0,$$

p et r étant des entiers naturels. Comme r est indépendant de p , on peut supposer $r \geq p$, et en modifiant les notations, on pourra annuler tous les C_i d'indice inférieur à p , sans restreindre la généralité. Les équations donnant les $g_n(s)$ seront donc

$$s \frac{\alpha^n}{n!} g_n = C_p \sum_{i=0}^p e_i \frac{\alpha^{i+n-p}}{(n-p)!} g_{i+n-p} + \sum_{\substack{0 \leq i \leq p-1 \\ 0 \leq j \leq r}} a_i d_j \frac{\alpha^{j+n-i}}{(n-i)!} g_{j+n-i} + \frac{f_n(0)}{n!}.$$

Il ne suffit naturellement plus de prendre $\alpha > 1$ pour pouvoir réaliser la condition $\sum_i |b_{ni}| \leq \varepsilon < 1$, il faut maintenant assurer

$$(2) \quad \frac{1}{|e_p|} \sum_{i=0}^{p-1} |e_i| \alpha^{i-p} < 1.$$

Cette condition est toujours réalisable, mais ne sera compatible avec l'expression de δ comme somme d'une série entière que si la convergence de cette dernière série est assurée pour une valeur de α satisfaisant à (2).

B. On peut, par ailleurs, songer à introduire dans R, à la place de polynômes en x , des fonctions entières. L'étude de l'équation (1) est alors beaucoup plus ardue. Esquignons-la dans le cas

$$(3) \quad R(F) = \sum_{i \geq 2} C_i \frac{x^i}{i!} (F' - F'') + x(vF - (u+v)F') \left. \begin{array}{l} v \geq 0, \\ u \geq 0, \end{array} \right\} \begin{array}{l} C_2 = MC^2; \\ |C_i| \leq MC^i, \end{array}$$

qui généralise simultanément les équations (1) (chap. I^{er}) et (a) (chap. II, section I). On supposera que $F(x, +0)$ admet la majorante e^x .

L'utilisation de la transformation de Laplace conduit à

$$(4) \quad \sum_i C_i \frac{x^i}{i!} (G' - G'') + x(vG - (u+v)G') = sG - F(x, +0),$$

équation qui admet au plus une solution analytique au voisinage de 0. En effet, l'équation homogène associée est une équation de Fuchs au voisinage de 0, dont l'équation déterminante est

$$(5) \quad r(r-1) + \frac{u+v}{C_2} r + \frac{s}{C_2} = 0.$$

Pour que (4) admette plus d'une solution analytique au voisinage de l'origine, il faudrait que (5) admette comme solution $r = n$ entier naturel, et par suite que s soit négatif; ce qui n'est pas. On vérifie que si la solution analytique de (4) existe, ses coefficients sont calculables de proche en proche, et pour montrer la convergence de ce développement, on peut utiliser un procédé d'approximations successives.

Cherchons $G(x, s)$ sous la forme

$$(6) \quad G(x, s) = \sum_{n=0}^{\infty} G_n(x, s);$$

$$(7) \quad \left\{ \begin{array}{l} C_2 \frac{x^2}{2} (G'_0 - G''_0) + x(vG_0 - (u+v)G'_0) - sG_0 = -F(x, +0), \\ C_2 \frac{x^2}{2} (G'_{n+1} - G''_{n+1}) + x(vG_{n+1} - (u+v)G'_{n+1}) - sG_{n+1} \\ \qquad \qquad \qquad = - \sum_{i>2} C_i \frac{x^i}{i!} (G'_{n+3-i} - G''_{n+3-i}); \end{array} \right.$$

$F(x, +0)$ admettant la majorante e^x , il en est de même de G_0 , et l'on montre facilement que si H_p est une majorante de G_p pour $0 \leq p \leq n$, on obtien-

dra une majorante H_{n+1} de G_{n+1} comme solution analytique au voisinage de l'origine de

$$(8) \quad C_2 \frac{x^2}{2} (H'_{n+1} - H''_{n+1}) + x(vH_{n+1} - (u+v)H'_{n+1}) - sH_{n+1} + h(x) + \sum_{i>2} C_i \frac{x^i}{i!} (H'_{n+3-i} + H''_{n+3-i}) = 0,$$

$h(x)$, fonction entière à coefficients positifs ou nuls.

On a vu que G_0 admettait la majorante e^x , nous allons montrer par récurrence que G_p admet la majorante $C^p e^{(p+1)x}$. Supposons que cela soit vérifié jusqu'à l'ordre n ; il suffit pour montrer que c'est encore vrai à l'ordre $n + 1$, d'établir qu'on peut choisir $h(x)$ tel que

$$\left\{ -C_2 \frac{x^2}{2} (n+2)(n+1) + x(v - (u+v)(n+2))C^{n+1} - s \right\} e^{(n+2)x} + h(x) + \sum_{i>2} C_i \frac{x^i}{i!} (n+5-i)(n+4-i)C^{n+3-i} e^{(n+4-i)x} = 0.$$

Pour cela, il suffit que

$$\left\{ s + C_2 \frac{x^2}{2} (n+2)(n+1)C^{n+1} \right\} e^{(n+2)x} > \sum_{i>2} C_i \frac{x^i}{i!} (n+5-i)(n+4-i)C^{n+3-i} e^{(n+4-i)x}$$

(le symbole $>$ étant lu « est une majorante de »).

Une condition suffisante sera

$$e^x C_2 \frac{x^2}{2} C^{n+1} > \sum_{i>2} M C^{n+3} \frac{x^i}{i!}$$

ou encore

$$e^x \frac{x^2}{2} > \sum_{i>2} \frac{x^i}{i!} \quad \text{qui est vérifiée.}$$

Les diverses fonctions $G_n(x, s)$ sont donc toutes de type exponentiel.

Si $Ce \geq 1$, l'étude précédente n'apporte aucune information.

Si $Ce < 1$, on peut déterminer $x \neq 0$ tel que $Ce^{|x|} < 1$, et les approximations successives convergent dans un disque entourant l'origine. En effet,

$$G(x, s) = \sum_{n=0}^{\infty} G_n(x, s) < \sum_{n=0}^{\infty} C^n e^{(n+1)|x|} = \frac{e^{|x|}}{1 - Ce^{|x|}}.$$

On obtient ainsi une solution de (4) analytique au voisinage de l'origine avec une borne inférieure de son rayon de convergence. On en déduit sans peine la solution correspondante de (1).

CHAPITRE III

ÉTUDE DE DEUX COLONIES

Pour alléger on écrira l'équation (a) en remplaçant x_1 et x_2 par x et y . On notera sans indice les paramètres attachés à la première colonie et avec accentuation ceux attachés à la deuxième colonie; on pose également pour les coefficients d'immigration

$$l_{12} = m' \quad l_{21} = m \quad \text{et par suite} \quad \begin{cases} l_{22} = 1 - m' \\ l_{11} = 1 - m \end{cases}$$

(a)

$$\begin{aligned} \frac{\partial F}{\partial \tau} = & Cx^2 \left(\frac{\partial F}{\partial x} - \frac{\partial^2 F}{\partial x^2} \right) + C'y^2 \left(\frac{\partial F}{\partial y} - \frac{\partial^2 F}{\partial y^2} \right) + (mx - m'y) \left(\frac{\partial F}{\partial y} - \frac{\partial F}{\partial x} \right) \\ & + x \sum_{h=0}^r d_h \cdot \frac{\partial^h F}{\partial x^h} + y \sum_{h=0}^{r'} d'_h \cdot \frac{\partial^h F}{\partial y^h} \end{aligned}$$

On rendra cette équation plus symétrique en supposant $r = r'$. Ceci n'introduit aucune particularisation, car si le degré de δ' (par exemple) était inférieur à celui de δ , on pourrait toujours par introduction de termes complémentaires de coefficients nuls, noter δ' sous la même forme que δ . Nous allons étendre à cette nouvelle expression de l'équation (a), les méthodes introduites dans le chapitre précédent, dans le cas d'une seule variable d'espace.

I. — DÉVELOPPEMENT PAR RAPPORT A UNE VARIABLE AUXILIAIRE

On introduit l'équation auxiliaire

$$\begin{aligned} (b') \quad sG - F(x, y, + 0) = & Cx^2 \left(\frac{\partial G}{\partial x} - \frac{\partial^2 G}{\partial x^2} \right) + C'y^2 \left(\frac{\partial G}{\partial y} - \frac{\partial^2 G}{\partial y^2} \right) \\ & + (mx - m'y) \left(\frac{\partial G}{\partial y} - \frac{\partial G}{\partial x} \right) + x \left(d_0 G + d_1 \frac{\partial G}{\partial x} \right) \\ & + \left(d'_0 G + d'_1 \frac{\partial G}{\partial y} \right) + \sum_{i=2}^r \left(x d_i \frac{\partial^i G}{\partial x^i} + y d'_i \frac{\partial^i G}{\partial y^i} \right) z^{i-1} \end{aligned}$$

dont nous rechercherons une solution de la forme

$$(1) \quad G(x, y, z) = \sum_{i,j,k \geq 0} e_{ijk}(s) \cdot x^i y^j z^k$$

en notant toujours

$$F(x, y, + 0) = \sum_{i,j \geq 0} \frac{f_{ij}(0)}{i!j!} x^i y^j \quad |f_{ij}(0)| \leq 1.$$

On sera conduit aux relations suivantes liant les coefficients e

$$(2) \quad se_{ijk} - \frac{f_{ij}(0)}{i!j!} \delta_{0k} = C(i-1)(e_{i-1,j,k} - ie_{ijk}) + C'(j-1)(e_{i,j-1,k} - je_{ijk}) \\ + d_0 e_{i-1,j,k} + d'_0 e_{i,j-1,k} + d_1 ie_{ijk} + d'_1 je_{ijk} + m((j+1)e_{i-1,j+1,k} - ie_{ijk}) \\ + m'((i+1)e_{i+1,j-1,k} - je_{ijk}) + \sum_{h=2}^r d_h(i+h-1)(i+h-2) \dots ie_{i+h-1,j,k-h+1} \\ + \sum_{h=2}^r d'_h(j+h-1) \dots je_{i,j+h-1,k-h+1}$$

avec la convention d'élimination des lettres e dont l'un des indices serait négatif. On regroupera les termes de (2) sous la forme

$$(3) \quad -m'(i+1)e_{i+1,j-1,k} \\ + (s + Ci(i-1) + C'j(j-1) + (m-d_1)i + (m'-d'_1)j)e_{ijk} \\ - m(j+1)e_{i-1,j+1,k} - \sum_{h=2}^r d_h(i+h-1) \dots ie_{i+h-1,j,k-h+1} \\ - \sum_{h=2}^r d'_h(j+h-1) \dots je_{i,j+h-1,k-h+1} \\ = \frac{f_{ij}(0)}{i!j!} \delta_{0k} + (C(i-1) + d_0)e_{i-1,j,k} + (C'(j-1) + d'_0)e_{i,j-1,k}$$

puis on notera matriciellement les diverses relations (3) relatives à $i + j = n$ sous la forme (δ_{0k} étant ici un symbole de Kronecker)

$$(4) \quad A_{n+1,n+1}(s) \cdot E_{nk} + \sum_{h=2}^r A_{n+1,n+h} \cdot E_{n+h-1,k-h+1} \\ = \begin{pmatrix} \frac{f_{n0}(0)}{n!0!} \\ \vdots \\ \frac{f_{0n}(0)}{0!n!} \end{pmatrix} \delta_{0k} + A'_{n+1,n} \cdot E_{n-1,k}$$

à condition de poser

$$(5) \quad E_{nk} = \begin{pmatrix} e_{n0k} \\ e_{n-1,1,k} \\ \vdots \\ e_{0nk} \end{pmatrix}$$

et de définir les diverses matrices A et A' de la façon suivante

$$(6) \quad A_{11}(s) = s \quad A_{22}(s) = \begin{pmatrix} s + m - d_1 & -m \\ -m' & s + m' - d'_1 \end{pmatrix}$$

et plus généralement $A_{n+1,n+1}(s)$ étant une matrice carrée d'ordre $n+1$ tridiagonale, dont les éléments sont

$$\left\{ \begin{array}{ll} s + (n-j)(C(n-j-1) + m - d_1) + j(C'(j-1) + m' - d'_1) & \text{élément } (j+1, j+1) \\ -m'(n-j+1) & \text{élément } (j+1, j) \\ -mj & \text{élément } (j, j+1) \end{array} \right.$$

Pour faciliter les raisonnements ultérieurs explicitons cette matrice (voir page suivante).

(7) : $A_{n+1,n+h}$ est une matrice $(n+1) \times (n+h)$ dont tous les termes sont nuls excepté ceux portés par l'une des deux diagonales descendantes parallèles, passant par un des angles de la matrice. Ces termes ont pour valeur

$$\begin{array}{ll} -d_h(n+h-p) \dots (n+1-p) & \text{élément } (p, p) \\ -d'_h(n-2+p) \dots (p-1) & \text{élément } (p, p+h-1). \end{array}$$

(8) : $A'_{n+1,n}$ est une matrice $(n+1) \times n$ du même type que la précédente et dont les termes non nuls auront pour valeur

$$\begin{array}{ll} C(n-p) + d_0 & \text{élément } (p, p) \\ C'(p-2) + d'_0 & \text{élément } (p, p-1). \end{array}$$

Nous allons commencer l'étude des équations (4) en montrant qu'elles déterminent au plus une solution $G(x, y, s, z)$ analytique en x, y, z .

Unicité de la solution $G(x, y, s, z)$. — Pour parvenir à la démonstration de ce résultat, nous commencerons par établir certaines propriétés des matrices $A_{n+1,n+1}(s)$.

On remarque déjà que $A_{11}(s)$ est inversible si $s \neq 0$ et que $A_{22}(s)$ l'est si s n'égal pas l'un des deux zéros de $|A_{22}(s)|$. Pour les matrices d'ordre plus élevé nous établirons le Lemme suivant.

LEMME I : Si $n \geq 2$ tout mineur principal d'ordre quelconque de $|A_{n+1, n+1}(s)|$ est positif, à condition que s soit supérieur à une certaine constante attachée à ce mineur.

Nous entendons par mineur principal d'ordre quelconque de $|A_{n+1, n+1}(s)|$ un mineur déduit de ce déterminant en y retranchant un certain nombre de lignes, ainsi que les colonnes de même rang. La matrice $A_{n+1, n+1}(s)$ étant tridiagonale apparaît, si on la tronque comme $|A_{n+1, n+1}(s)|$ sous la forme

$$\begin{pmatrix} a_1 & & & & \\ & \cdot & & & \\ & & \cdot & & \\ & & & a_i & \\ & & & & \cdot \\ & & & & & \cdot \\ & & & & & & a_j \end{pmatrix}$$

les a_j étant des sous-matrices carrées tridiagonales. On voit facilement que le mineur principal considéré est égal à

$$|a_1| \cdot |a_2| \cdot \dots \cdot |a_j|$$

et que par suite il suffira de démontrer le lemme pour un mineur du type $|a_i|$.

Supposons donc que a_i soit déduite de $A_{n+1, n+1}(s)$ en barrant toutes les lignes et les colonnes jusqu'à l'indice k compris, puis toutes les lignes et les colonnes à partir de l'indice $h+2$ compris ($k \leq h$). Nous noterons L_j le mineur déduit de $|a_i|$ en barrant toutes les lignes et les colonnes excepté les j premières (autrement dit L_j se déduit de $|A_{n+1, n+1}(s)|$ en barrant les k premières lignes et colonnes et les $n+1-k-j$ dernières lignes et colonnes). On a ainsi

$$(9) \quad \begin{aligned} L_1 &= (n-k)(C(n-k-1) + m - d_1) + k(C'(k-1) + m' - d'_1) + s \\ L_{j+1} &= \{ (n-k-j)(C(n-k-j-1) + m - d_1) + (k+j) \\ &\quad (C'(k+j-1) + m' - d'_1) + s \} L_j - (k+j)m \cdot (n-k-j+1)m' L_{j-1} \end{aligned}$$

nous poserons

$$f(j) = (n-j)(C(n-j-1) - d_1) + j(C'(j-1) - d'_1) + s.$$

On pourra rendre $f(j)$ strictement positif en prenant

$$(10) \quad s > \Lambda = \text{Max} \left\{ - (n-j)(C(n-j-1) - d_1) - j(C'(j-1) - d'_1) \right\}_{k \leq j \leq h.}$$

Montrons alors que

$$(11) \quad L_j \geq \{ f(k+j-1) + m(n-k-j+1) \} L_{j-1} > 0.$$

Cette formule est déjà vérifiée pour $j = 1$ à condition de poser $L_0 = 1$, en effet

$$L_1 = f(k) + m(n - k) + m'k > 0.$$

Supposons ensuite la formule (11) valable pour toutes les valeurs de l'indice allant de 1 à j . On tire alors de (9)

$$\begin{aligned} L_{j+1} &= \{ f(k+j) + m(n-k-j) + m'(k+j) \} L_j - (k+j)(n-k-j+1)mm'L_{j-1} \\ &= \{ f(k+j) + m(n-k-j) \} L_j + m'(k+j) \{ L_j - m(n-k-j+1)L_{j-1} \} \\ &\geq \{ f(k+j) + m(n-k-j) \} L_j + m'(k+j)f(k+j-1) \cdot L_{j-1} \\ &\geq \{ f(k+j) + m(n-k-j) \} L_j > 0. \end{aligned}$$

Ce qui démontre par récurrence la formule (11). $|a_i|$ n'étant autre que L_{h+1-k} , le lemme est établi en ce qui concerne ce mineur. Si on veut l'étendre au mineur principal considéré au départ, il faudra réaliser la condition (10) portant sur s , pour tous les $|a_i|$, ce qui est toujours possible. Le lemme est donc établi et on en tire en particulier ce corollaire.

COROLLAIRE I : Si $n \geq 2$, $|A_{n+1, n+1}(s)| > 0$ pour $s > \Lambda_n$ et l'ensemble des Λ_n est borné supérieurement.

D'après la démonstration ci-dessus, Λ_n pourra être pris égal à

$$- \text{Min} \{ (n-j)(C(n-j-1) - d_1) + j(C'(j-1) - d'_1) \} \quad 0 \leq j \leq n$$

mais on pourra avoir intérêt à utiliser une expression plus simple.

Par exemple pour $n \geq 2$ en posant $C_0 = \text{Min} \{ C, C' \}$ on peut prendre

$$\Lambda_n = -\frac{C_0}{2}n(n-2) + nd_1 - \text{Min}(d_1 - d'_1)j$$

De toute façon $\Lambda_n \rightarrow -\infty$ lorsque $n \rightarrow +\infty$, et il n'y a jamais qu'un nombre fini de Λ_n qui soient positifs. On peut donc déterminer, ainsi qu'on le fera constamment dans la suite $s_0 > 0$ tel que

$$\Lambda_n < s_0 \quad \text{pour tout } n \geq 0$$

ce qui entraîne le second corollaire.

COROLLAIRE II : $A_{n+1, n+1}(s)$ est inversible pour $s_0 \geq s_0 > 0$, quel que soit l'entier n .

On en tire déjà la conséquence suivante. Si on suppose connues les matrices $E_{n-1, k}$ pour toutes les valeurs de n et k telles que $n+k = p > 0$, alors le second membre de (4) se réduit à

$$A_{p+1, p+1}(s) \cdot E_{p0}$$

ce qui détermine E_{p0} ; puis on prend $n = p - 1, k = 1$, le premier membre de (4) se réduit à

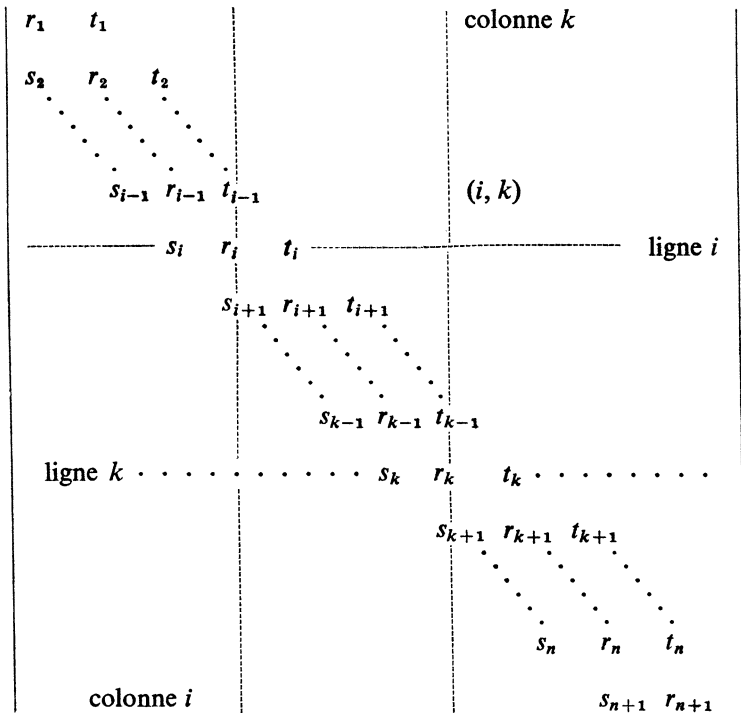
$$A_{pp}(s) \cdot E_{p-1,1} + A_{p,p+1} \cdot E_{p0}$$

d'où la détermination de $E_{p-1,1}$; et ainsi de suite de proche en proche jusqu'à E_{0p} . On détermine ainsi à partir des matrices E dont la somme des indices est égale à $p - 1$, celle dont la somme des indices est égale à p . Donc de proche en proche à partir de $E_{00} = e_{00} = f_{00}(0)/s$ on détermine de façon unique les E_{nk} , c'est-à-dire les e_{ijk} .

THÉORÈME : L'équation (b') admet au plus une solution de la forme (1).

Existence de la solution $G(x, y, s, z)$. — LEMME II : La matrice $A_{n+1,n+1}^{-1}(s)$ a tous ses éléments positifs ou nuls. Les éléments situés sur la diagonale principale sont strictement positifs. Les éléments situés au-dessous (resp. au-dessus) de la diagonale principale ne sont nuls que si m' (resp. m) l'est.

Puisque $|A_{n+1,n+1}(s)| > 0$ pour $s \geq s_0$, il suffit de montrer que tous les mineurs algébriques d'ordre n de $A_{n+1,n+1}(s)$ sont aussi positifs.



Ce résultat a déjà été obtenu pour les mineurs principaux. Étudions maintenant le mineur déduit de $|A_{n+1,n+1}(s)|$ en barrant la ligne de rang i et la colonne de rang k . Par raison de symétrie on peut se borner à prendre $k > i$. En adoptant des notations simplifiées, on écrira momentanément $|A_{n+1,n+1}(s)|$ sous la forme suivante, dans laquelle les r sont positifs et les s et t négatifs ou nuls

On barre la ligne de rang i et la colonne de rang k . Le mineur ainsi obtenu est à multiplier par $(-1)^{k-i}$. Pour effectuer son calcul nous le développons suivant la ligne k . On rencontre

Le terme t_k multiplié par le mineur obtenu en barrant la ligne k et la colonne $k + 1$. Ce mineur sera développé suivant la ligne $k + 1$, puis $k + 2, \dots$ puis n . On tombe alors sur un dernier mineur qui n'a que des zéros sur sa dernière ligne et qui par suite est nul.

Le terme s_k multiplié par le mineur obtenu en barrant la ligne k et la colonne $k - 1$. On calcule ce mineur en le développant par rapport à la ligne $k - 1$, puis $k - 2, \dots$ puis $i + 1$. Ceci fait on aura barré toutes les lignes et les colonnes d'indice compris entre i et k (au sens large) et il ne restera dans le tableau qu'un mineur principal, donc positif. Le signe du mineur algébrique considéré au départ est donc celui de

$$(-1)^{k-i} s_k \cdot s_{k-1} \dots s_{i+1}.$$

Comme cette expression est positive ou nulle, et nulle seulement si $m' = 0$ le lemme est démontré

Ainsi qu'on l'a fait dans le chapitre II on va pouvoir introduire

$$(12) \quad H(x, y, s, z) = \sum_{ijk} e'_{ijk}(s) \cdot x^i y^j z^k$$

les matrices

$$E'_{nk} = \begin{pmatrix} e'_{nok} \\ e'_{n-1,1,k} \\ \vdots \\ e'_{0nk} \end{pmatrix}$$

étant données par

$$(13) \quad A_{n+1,n+1}(s) \cdot E'_{nk} - \sum_{h=2}^r A_{n+1,n+h}^+ \cdot E'_{n+h-1,k-h+1} \\ = \begin{pmatrix} h_{nok} \\ h_{n-1,1,k} \\ \vdots \\ h_{0nk} \end{pmatrix} + A_{n+1,n}^+ \cdot E'_{n-1,k}$$

expression dans laquelle $A_{n+1,n+h}^+$ et $A_{n+1,n}^+$ sont les matrices déduites de $A_{n+1,n+h}$ et $A_{n+1,n}$ en remplaçant les éléments de ces dernières par leurs valeurs absolues, tandis que

$$h(x, y, z) = \sum_{ijk} h_{ijk} x^i y^j z^k$$

est une fonction majorante de $F(x, y, + 0)$.

Il s'ensuit que la fonction $H(x, y, s, z)$, si elle existe, sera la seule solution analytique en x, y, z de l'équation

$$\begin{aligned} (14) \quad & sH - h(x, y, z) \\ &= Cx^2 \left(\frac{\partial H}{\partial x} - \frac{\partial^2 H}{\partial x^2} \right) + C'y^2 \left(\frac{\partial H}{\partial y} - \frac{\partial^2 H}{\partial y^2} \right) + (mx - m'y) \left(\frac{\partial H}{\partial y} - \frac{\partial H}{\partial x} \right) \\ &+ x \left(|d_0| H + d_1 \frac{\partial H}{\partial x} \right) + y \left(|d'_0| H + d'_1 \frac{\partial H}{\partial y} \right) \\ &+ \sum_{h=2}^r \left(x |d_h| \frac{\partial^h H}{\partial x^h} + y |d'_h| \frac{\partial^h H}{\partial y^h} \right) z^{h-1} \end{aligned}$$

et nous allons montrer qu'en choisissant convenablement $h(x, y, z)$ cette solution H existe et est de la forme

$$(15) \quad \frac{1}{s} \cdot \frac{e^{\alpha(x+y)}}{1 - \beta z}.$$

Pour cela il suffit que

$$(16) \quad h(x, y, z) = \frac{1}{s} \cdot \frac{e^{\alpha(x+y)}}{1 - \beta z} \left\{ s + Cx^2 \alpha(\alpha-1) + C'y^2 \alpha(\alpha-1) - x(|d_0| + d_1 \alpha) \right. \\ \left. - y(|d'_0| + d'_1 \alpha) - \sum_{h=2}^r (x |d_h| + y |d'_h|) z^{h-1} \alpha^h \right\}$$

Il suffira donc que le second membre de cette expression soit une majorante de e^{x+y} , fonction qui elle-même est une majorante de $F(x, y, + 0)$. On y parvient en exigeant que

$$(17) \quad \frac{1}{s} \cdot \frac{e^{(\alpha-1)(x+y)}}{1 - \beta z} \left\{ \frac{s}{2} + C\alpha(\alpha-1)x^2 - x(|d_0| + d_1 \alpha + \sum_{h=2}^r |d_h| z^{h-1} \alpha^h) \right. \\ \left. + \frac{s}{2} + C'\alpha(\alpha-1)y^2 - y(|d'_0| + d'_1 \alpha + \sum_{h=2}^r |d'_h| z^{h-1} \alpha^h) \right\}$$

soit une majorante de 1, ce qui aura lieu si le coefficient de $x^i y^j z^k$ ($i + j + k > 0$) est positif ou nul. On substituera enfin à cette condition

deux conditions suffisantes, à savoir que (18), et l'équation analogue qui en est déduite par changement de C, x, d_i en C', y, d'_i , aient leur développement en série à coefficients positifs ou nuls

$$(18) \quad \frac{1}{s} \cdot \frac{e^{(\alpha-1)x}}{1-\beta z} \left\{ \frac{s}{2} + C\alpha(\alpha-1)x^2 - x(|d_0| + d_1\alpha + \sum_{h=2}^r |d_h| z^{h-1}\alpha^h) \right\}$$

Ces deux conditions qui portent l'une sur x et z , l'autre sur y et z sont analogues à la condition (33) du chapitre précédent. On les réalise donc comme ci-dessus, et on en déduit :

THÉORÈME : *L'équation (b') admet une et une seule solution analytique en x, y, z . Cette solution admet pour $|z| \leq 1$ une majorante de type exponentiel en x et y , indépendante de s (pour $s \geq s_0 > 0$).*

Comme dans le chapitre II on pourra examiner la possibilité pour α d'être pris égal à 1, ce qui entraînera certaines conditions portant sur des paramètres de sélection.

Expression de la solution. — L'obtention explicite de cette solution peut se réaliser de la façon suivante. Avec les notations que nous avons adoptées, on peut grouper les équations (4) relatives à $n+k=p$ sous la forme (les 0 représentant des sous-matrices nulles)

$$(20) \quad \begin{pmatrix} A_{11}(s) & A_{12} & A_{13} & \dots & A_{1,p+1} \\ & A_{22}(s) & A_{23} & \dots & \vdots \\ & & A_{33}(s) & \dots & \vdots \\ & & & \ddots & \vdots \\ & & & & A_{pp}(s) & A_{p,p+1} \\ & & & & & A_{p+1,p+1}(s) \end{pmatrix} \begin{bmatrix} E_{0p} \\ E_{1,p-1} \\ \vdots \\ \vdots \\ \vdots \\ E_{p0} \end{bmatrix} \\ = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ A'_{21} & 0 \\ 0 & A'_{32} \\ & \ddots \\ & & A'_{p+1,p} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} E_{0,p-1} \\ E_{1,p-2} \\ \vdots \\ \vdots \\ E_{p-1,0} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 \\ \vdots \\ 0 \\ \frac{f_{p0}(0)}{p!0!} \\ \vdots \\ \frac{f_{0p}(0)}{0!p!} \end{bmatrix}$$

$\Delta_3(s)$ s'annule donc pour des valeurs réelles $s_{21} \in]s_{11}, \Lambda_n[$ et $s_{22} \in]-\infty, s_{11}[$.

De même

$$\begin{cases} \Delta_3(\Lambda_n) > 0 \\ \Delta_3(s_{21}) = -2(n-2)mm'\Delta_1(s_{21}) < 0 \\ \Delta_3(s_{22}) = -2(n-2)mm'\Delta_1(s_{22}) > 0 \\ \Delta_3(-\infty) < 0. \end{cases}$$

D'où les trois zéros de Δ_3 , $s_{31} \in]s_{21}, \Lambda_n[$, $s_{32} \in]s_{22}, s_{21}[$, $s_{33} \in]-\infty, s_{22}[$.

Supposons alors qu'on ait démontré l'existence pour le mineur $\Delta_{k-1}(s)$ de $k-1$ zéros réels

$$s_{k-1,k-1} < s_{k-1,k-2} < \dots < s_{k-1,2} < s_{k-1,1} < \Lambda_n$$

et pour $\Delta_k(s)$ de k zéros réels

$$s_{kk} < s_{k,k-1} < \dots < s_{k2} < s_{k1} < \Lambda_n$$

satisfaisant au schéma suivant

s	$-\infty \dots s_{k-1,i+1} \quad s_{k,i+1} \quad s_{k-1,i} \quad s_{ki} \quad \dots \quad s_{k-1,2} \quad s_{k2} \quad s_{k-1,1} \quad s_{k1} \quad \Lambda_n + \infty$
$\Delta_{k-1}(s)$	$(-1)^{k-1} \dots \quad 0 \quad (-)^i \quad 0 \quad (-)^{i-1} \dots \quad 0 \quad - \quad 0 \quad + \quad + \quad +$
$\Delta_k(s)$	$(-1)^k \dots (-)^{i+1} \quad 0 \quad (-)^i \quad 0 \quad \dots \quad + \quad 0 \quad - \quad 0 \quad + \quad +$

Ceci est déjà vérifié pour $k=2$ et $k=3$. Nous allons montrer que $\Delta_{k+1}(s)$ a tous ses zéros réels et disposés par rapport à ceux de $\Delta_k(s)$ comme ces derniers le sont par rapport à ceux de $\Delta_{k-1}(s)$

$$\Delta_{k+1}(s) = \Delta_k(s) \left\{ (n-k)(C(n-k-1) + m - d_1) + k(C'(k-1) + m' - d'_1) + s \right\} - (n-k+1)kmm'\Delta_{k-1}(s)$$

ce qui entraîne

$$\begin{cases} \Delta_{k+1}(\Lambda_n) > 0 \\ \Delta_{k+1}(s_{ki}) = -(n-k+1)kmm'\Delta_{k-1}(s_{ki}) \\ \Delta_{k+1}(-\infty) \text{ du signe de } (-1)^{k+1} \end{cases}$$

ce qui permet de construire le tableau

s	$-\infty \dots s_{k,i+1} \quad s_{k+1,i+1} \quad s_{ki} \quad s_{k+1,i} \dots s_{k2} \quad s_{k+1,2} \quad s_{k1} \quad s_{k+1,1} \quad \Lambda_n + \infty$
$\Delta_k(s)$	$(-1)^k \dots \quad 0 \quad (-)^i \quad 0 \quad (-)^{i-1} \dots \quad 0 \quad - \quad 0 \quad + \quad + \quad +$
$\Delta_{k+1}(s)$	$(-1)^{k+1} \dots (-)^{i+1} \quad 0 \quad (-)^i \quad 0 \quad \dots \quad + \quad 0 \quad - \quad 0 \quad + \quad +$

ce qui démontre la propriété énoncée. Par récurrence sur k on en déduira que $\Delta_{n+1}(s) = |A_{n+1, n+1}(s)|$ a tous les zéros réels, distincts et inférieurs à Λ_n . D'où le lemme.

Cette étude aurait naturellement pu être réalisée à partir des mineurs $\Delta'_1(s), \Delta'_2(s) \dots$ déduits de $|A_{n+1, n+1}(s)|$ en barrant toutes les lignes et les colonnes sauf les dernières, ou bien les deux dernières, ... Les $\Delta'_k(s)$ ont donc leurs zéros réels et inférieurs à Λ_n .

LEMME IV : Si $mm' \neq 0$, entre deux zéros consécutifs de $\Delta_k(s) \cdot \Delta'_{n-k}(s)$ se trouve un zéro de $\Delta_{n+1}(s)$.

Si $mm' = 0$ les zéros de $\Delta_k(s) \cdot \Delta'_{n-k}(s)$ sont pris parmi ceux de $\Delta_{n+1}(s)$. Supposons donc $mm' \neq 0$ et développons $\Delta_{n+1}(s)$ par rapport à sa $k + 1$ ème ligne on obtient

$$\begin{aligned} \Delta_{n+1, n+1}(s) &= \{s + (n-k)(C(n-k-1) + m - d_1) + k(C'(k-1) + m' - d'_1)\} \Delta_k(s) \cdot \Delta'_{n-k}(s) \\ &\quad - m'(n-k+1) \cdot mk \cdot \Delta_{k-1}(s) \cdot \Delta'_{n-k}(s) - m(k+1) \cdot m'(n-k) \Delta_k(s) \cdot \Delta'_{n-k-1}(s). \end{aligned}$$

Donc en notant s_{ki} un zéro quelconque de $\Delta_k(s)$ et $s'_{n-k,j}$ un zéro de $\Delta'_{n-k}(s)$

$$\begin{cases} \Delta_{n+1}(s_{ki}) &= -mm'k(n-k+1) \cdot \Delta_{k-1}(s_{ki}) \cdot \Delta'_{n-k}(s_{ki}) \\ \Delta_{n+1}(s'_{n-k,j}) &= -mm'(k+1)(n-k) \cdot \Delta_k(s'_{n-k,j}) \cdot \Delta'_{n-k-1}(s'_{n-k,j}) : \end{cases}$$

a) Considérons deux zéros simples consécutifs de $\Delta_k(s) \cdot \Delta'_{n-k}(s)$:

ou bien ces deux zéros annulent $\Delta_k(s)$ on les notera donc s_{ki} et $s_{k,i+1}$. Alors sur l'intervalle $[s_{k,i+1} ; s_{ki}]$, Δ'_{n-k} ne s'annule sûrement pas, mais $\Delta_{k-1}(s)$ n'a pas le même signe aux bornes, donc

$$\Delta_{n+1}(s_{ki}) \cdot \Delta_{n+1}(s_{k,i+1}) < 0$$

et $\Delta_{n+1}(s)$ s'annule sur $]s_{k,i+1} ; s_{ki}[$

ou bien les deux zéros annulent $\Delta'_{n-k}(s)$ et on a un résultat analogue ou bien ces deux zéros annulent, l'un $\Delta_k(s)$, l'autre $\Delta'_{n-k}(s)$, on les note s_{ki} et $s'_{n-k,j}$. Le signe de $\Delta_{n+1}(s_{ki}) \cdot \Delta_{n+1}(s'_{n-k,j})$ est celui de

$$\Delta_{k-1}(s_{ki}) \cdot \Delta'_{n-k-1}(s'_{n-k,j}) \cdot \Delta_k(s'_{n-k,j}) \cdot \Delta'_{n-k}(s_{ki}).$$

Les tableaux précédemment tracés montrent que le signe du premier facteur est donné par $(-)^{i-1}$ et par raison de symétrie le signe du second facteur sera $(-)^{j-1}$. D'autre part si $s'_{n-k,j} > s_{ki}$ le signe de $\Delta_k(s'_{n-k,j})$ est donné par $(-)^{i-1}$ et celui de $\Delta'_{n-k}(s_{ki})$ par $(-)^j$. Si $s'_{n-k,j} < s_{ki}$ les signes sont respectivement ceux de $(-)^j$ et $(-)^{j-1}$.

Il s'ensuit que le signe de $\Delta_{n+1}(s_{ki}) \cdot \Delta_{n+1}(s'_{n-k,j})$ est donné par $(-)^{i-1} \cdot (-)^{j-1} \cdot (-)^{i+j-1}$ et par suite $\Delta_{n+1}(s)$ s'annule entre s_{ki} et $s'_{n-k,j}$.

b) Les zéros non simples de $\Delta_k(s) \cdot \Delta'_{n-k}(s)$ sont au plus d'ordre deux, puisque $\Delta_k(s)$ et $\Delta'_{n-k}(s)$ ont tous leurs zéros (respectivement) distincts. Un zéro double pourra être noté

$$s_{ki} = s_{n-k,j}$$

il annule $\Delta_k(s)$, $\Delta'_{n-k}(s)$ et $\Delta_{n+1}(s)$.

Considérons ensuite un second zéro, non double, consécutif au précédent, et qu'on supposera sans restreindre la généralité comme annulant $\Delta_k(s)$. S'il est inférieur au précédent on le notera $s_{k,i+1}$. $\Delta_{n+1}(s_{ki})$ étant nul, la démonstration ci-dessus est en défaut mais on peut y suppléer en étudiant le signe de $\Delta_{n+1}(s_{ki} - \epsilon)$ pour $\epsilon > 0$ infiniment petit. En effet s_{ki} étant zéro de $\Delta_k(s)$ et $\Delta'_{n-k}(s)$, $\Delta_k(s_{ki} - \epsilon) \cdot \Delta'_{n-k}(s'_{n-k,j} - \epsilon)$ est un infiniment petit d'ordre deux par rapport à ϵ .

Donc

$$\Delta_{n+1}(s_{ki} - \epsilon) \sim -mm' \left\{ k(n-k+1)\Delta_{k-1}(s_{ki} - \epsilon) \cdot \Delta'_{n-k}(s'_{n-k,j} - \epsilon) + (k+1)(n-k)\Delta_k(s_{ki} - \epsilon) \cdot \Delta'_{n-k-1}(s'_{n-k,j} - \epsilon) \right\}.$$

Or le signe du premier terme de cette accolade est $(-)^{i-1} (-)^j$, le signe du second terme étant $(-)^i (-)^{j-1}$. D'autre part le signe de $\Delta_{n+1}(s_{k,i+1})$ est donné par $-(-)^i (-)^j$. Il s'ensuit que $\Delta_{n+1}(s)$ s'annule sur $]s_{k,i+1}; s_{ki} - \epsilon[$.

Si le second zéro considéré pour $\Delta_k(s)$ était supérieur à s_{ki} on le noterait $s_{k,i-1}$ et on en concluerait l'annulation de $\Delta_{n+1}(s)$ sur $]s_{ki} + \epsilon; s_{k,i-1}[$.

Si le second zéro considéré est double on peut toujours le noter $s_{k,i+1}$ (en supposant que le plus grand des deux zéros a été noté s_{ki}). L'adaptation de la démonstration ci-dessus montre de suite que $\Delta_{n+1}(s)$ s'annule sur $]s_{k,i+1} + \epsilon; s_{ki} - \epsilon[$.

D'où le lemme IV.

COROLLAIRE : *Chacun des zéros de $\Delta_i(s) \cdot \Delta'_{n-k}(s)$ ($i \leq k$) peut être mis en correspondance biunivoque avec un zéro de $\Delta_{n+1}(s)$ qui lui est supérieur ou égal.*

Si $mm' \neq 0$. On remarque d'abord que les i zéros de $\Delta_i(s)$ séparent les $i+1$ zéros de $\Delta_{i+1}(s)$. On peut ainsi associer tout zéro de $\Delta_i(s)$ au zéro de $\Delta_{i+1}(s)$ qui lui est immédiatement supérieur. On procède de même pour associer les zéros de $\Delta_{i+1}(s)$ avec ceux de $\Delta_{i+2}(s)$, et ainsi de proche en proche, jusqu'à associer les zéros de $\Delta_{k-1}(s)$ avec ceux de $\Delta_k(s)$. Ceci permet donc d'associer les i zéros de $\Delta_i(s)$ avec les i plus grands zéros de $\Delta_k(s)$, et par suite, d'associer les zéros de $\Delta_i(s) \cdot \Delta'_{n-k}(s)$ avec $n+i-k$ valeurs les majorant, prises parmi les zéros de $\Delta_k(s) \cdot \Delta'_{n-k}(s)$.

Or les zéros de $\Delta_k(s) \cdot \Delta'_{n-k}(s)$ sont toujours séparés par les zéros de

$\Delta_{n+1}(s)$ (en considérant qu'un zéro double, qui est aussi zéro simple, de $\Delta_{n+1}(s)$ est la limite de deux zéros distincts venus se confondre).

De plus la démonstration du lemme III a montré que le plus faible et le plus grand des zéros de $\Delta_{n+1}(s)$ encadrent tous les zéros de $\Delta_k(s)$ et $\Delta'_{n-k}(s)$. On peut donc associer tout zéro de $\Delta_k(s) \cdot \Delta'_{n-k}(s)$ à un zéro de $\Delta_{n+1}(s)$ qui lui soit supérieur ou égal. On en déduit que cette propriété est encore vraie pour les zéros de $\Delta_i(s) \cdot \Delta'_{n-k}(s)$.

D'où le corollaire car pour $mm' = 0$ le résultat est évident.

LEMME V : *Tout élément $\neq 0$ de $A_{n+1, n+1}^{-1}(s)$ est décomposable en une somme de fractions rationnelles à numérateurs constants et positifs et à dénominateurs positifs pour $s \geq s_0$.*

Le mineur algébrique (i, k) de $|A_{n+1, n+1}(s)|$ est, à un facteur constant positif près, égal à $\Delta_{i-1}(s) \cdot \Delta'_{n-k+1}(s)$. En notant s'_j ses zéros et s_j les zéros de $\Delta_{n+1}(s)$ qui leur sont associés, on aura

$$\Delta_{i-1}(s) \cdot \Delta'_{n-k+1}(s) = K \prod_{j=1}^{n+i-k} (s - s'_j)$$

K étant une constante qui sera positive, car pour $s \geq s_0$ les facteurs $s - s'_j$ le sont ainsi que $\Delta_{i-1}(s)$ et $\Delta'_{n-k+1}(s)$. En remarquant que $s_j - s'_j \geq 0$, on pourra écrire le terme (i, k) de la matrice $A_{n+1, n+1}^{-1}(s)$ à une constante positive près sous la forme

$$\frac{\prod_{j=1}^{n+i-k} ((s-s_j) + (s_j-s'_j))}{\prod_{j=1}^{n+1} (s-s_j)} \cdot$$

En développant le numérateur on l'écrit comme combinaison linéaire à coefficients positifs de produits de facteurs de la forme $(s - s_j)$. Le degré du numérateur étant inférieur à celui du dénominateur, on pourra mettre la fraction sous la forme énoncée par le Lemme

$$\sum \frac{a_k}{\prod (s-s_j)} \quad a_k > 0.$$

En s'appuyant sur cette dernière expression on parvient finalement à :

THÉORÈME : *La solution $G(x, y, s, z)$ mise en évidence pour (b') est de la forme $G(x, y, s, z) = L \{ F(x, y, \tau, z) \}$, $F(x, y, \tau, 1)$ étant de classe C .*

On en déduira donc, en reprenant l'analogie de la formule (37) du chapitre II, l'expression des matrices

$$\begin{pmatrix} E_{0p} \\ E_{1,p-1} \\ \vdots \\ E_{p,0} \end{pmatrix}$$

sous forme de transformées de Laplace. D'autre part ⁽²⁴⁾

$$(22) \quad \mathcal{M}_{p+1}^+(\tau) \leq \left(\begin{array}{c} \vdots \\ \mathcal{M}_p^+(\tau) \cdot \mathcal{M}_p^+(\tau)^* \left[\begin{array}{c} (A_{1,p+1}^+) \\ \vdots \\ (A_{p,p+1}^+) \end{array} \right] \mathcal{A}_{p+1,p+1}(\tau) \\ \vdots \\ 0 \quad \vdots \quad \mathcal{A}_{p+1,p+1}(\tau) \end{array} \right)$$

$$(23) \quad L \{ \mathcal{M}_{p+1}^+(\tau) \} \leq \left(\begin{array}{c} \vdots \\ L \{ \mathcal{M}_p^+(\tau) \} \cdot L \{ \mathcal{M}_p^+(\tau) \} \cdot \left[\begin{array}{c} (A_{1,p+1}^+) \\ \vdots \\ (A_{p,p+1}^+) \end{array} \right] A_{p+1,p+1}^{-1}(s) \\ \vdots \\ 0 \quad \vdots \quad A_{p+1,p+1}^{-1}(s) \end{array} \right)$$

Or la convergence de $G(x, y, s, z)$ a précisément été établie à l'aide d'un procédé de majoration correspondant au remplacement des $M_p^{-1}(s)$ par les matrices $K_p(s)$ qui sont données par

$$K_{p+1} = \left(\begin{array}{c} \vdots \\ K_p \cdot K_p \cdot \left(\begin{array}{c} (A_{1,p+1}^+) \\ \vdots \\ (A_{p,p+1}^+) \end{array} \right) A_{p+1,p+1}^{-1} \\ \vdots \\ 0 \quad \vdots \quad A_{p+1,p+1}^{-1} \end{array} \right) \quad M_1^{-1} = K_1 = \frac{1}{s}$$

et comme $L \{ \mathcal{M}_1^+(\tau) \} = \frac{1}{s} = K_1$, (23) montre que les matrices K_p majorent également les matrices $L \{ \mathcal{M}_p^+(\tau) \}$. Le remplacement de $\mathcal{M}_p(\tau)$ par $\mathcal{M}_p^+(\tau)$ dans le développement de $G(x, y, s, z)$ n'altère donc pas la démonstration

⁽²⁴⁾ L'inégalité entre matrices exprime que tous les éléments de la première sont inférieurs ou égaux aux éléments correspondants de la seconde.

de la convergence et, en vertu d'un théorème déjà utilisé, cette série de transformées de Laplace converge vers la transformée de Laplace d'une fonction $F(x, y, \tau, z)$, donnée par les mêmes formules que $G(x, y, s, z)$ avec des modifications de détail évidentes.

II. — PROCÉDURE D'ITÉRATION

Reprenons l'équation (b) et recherchons en une solution s'exprimant sous la forme

$$\sum_{ij} g_{ij} \cdot \frac{\alpha^{i+j}}{i!j!} x^i y^j.$$

On posera

$$G_n = \begin{pmatrix} g_{n0} \\ \vdots \\ g_{0n} \end{pmatrix} \quad \Gamma_n = \begin{pmatrix} \frac{1}{n!0!} & & \\ & \frac{1}{(n-1)!1!} & \\ & & \ddots \\ & & & \frac{1}{0!n!} \end{pmatrix}$$

les relations liant les G_n se déduisent des relations (4) en remplaçant e_{ijk} par $\frac{g_{ij}\alpha^{i+j}}{i!j!}$ ce qui donne

$$(24) \quad A_{n+1,n+1}(s) \cdot \alpha^n \Gamma_n G_n + \sum_{h=2}^r A_{n+1,n+h} \cdot \Gamma_{n+h-1} \cdot \alpha^{n+h-1} \cdot G_{n+h-1} = A'_{n+1,n} \cdot \alpha^{n-1} \cdot \Gamma_{n-1} \cdot G_{n-1} + \Gamma_n \begin{pmatrix} f_{n0}(0) \\ \vdots \\ f_{0n}(0) \end{pmatrix}.$$

En posant

$$(25) \quad \begin{cases} B_{n,n-1} = \alpha^{-1} \Gamma_n^{-1} A_{n+1,n+1}^{-1}(s) \cdot A'_{n+1,n} \cdot \Gamma_{n-1} \\ B_{n,n+j} = -\alpha_j \Gamma_n^{-1} A_{n+1,n+1}^{-1}(s) \cdot A_{n+1,n+j+1} \Gamma_{n+j} & j > 1 \\ B'_n = \alpha^{-n} \Gamma_n^{-1} A_{n+1,n+1}^{-1}(s) \cdot \Gamma_n \begin{pmatrix} f_{n0}(0) \\ \vdots \\ f_{0n}(0) \end{pmatrix}. \end{cases}$$

On parviendra au système matriciel

$$(26) \quad G_n - \sum_i B_{ni} \cdot G_i = B'_n$$

pour lequel nous allons généraliser le théorème de Koch utilisé pour les systèmes scalaires.

LEMME I : *En prenant $s_0 > 0$ assez grand on peut assurer*

$$\sum_i B_{ni}^+ \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix} < \varepsilon \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix} \quad \text{avec} \quad 0 < \frac{1}{\alpha} < \varepsilon < 1$$

(les matrices colonnes $\begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}$ ayant le nombre d'éléments voulus pour que les écritures aient un sens).

Pour que

$$\sum_i B_{ni}^+ \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix} < \varepsilon \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}$$

soit vérifié, il suffit que

$$\sum_i A_{n+1, n+1}(s) \cdot \Gamma_n B_{ni}^+ \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix} < \varepsilon A_{n+1, n+1}(s) \Gamma_n \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}$$

c'est-à-dire que

$$\frac{1}{\alpha} A'_{n+1, n} \cdot \Gamma_{n-1} \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix} + \sum_{k=1}^{r-1} \alpha^k A_{n+1, n+k+1}^+ \cdot \Gamma_{n+k} \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix} < \varepsilon A_{n+1, n+1}(s) \Gamma_n \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}$$

relation qui se traduit entre les éléments de rang $j+1$ de ces matrices colonnes par la relation (que l'on peut écrire en utilisant (3))

$$\begin{aligned} & \frac{1}{\alpha} \left\{ \frac{|C(i-1) + d_0|}{(i-1)! j!} + \frac{|C'(j-1) + d'_0|}{i! (j-1)!} \right\} + \sum_{h=2}^r |d_h| \alpha^{h-1} \frac{(i+h-1) \dots i}{(i+h-1)! j!} \\ & + |d'_h| \alpha^{h-1} \frac{(j+h-1) \dots j}{(j+h-1)! i!} < \varepsilon \left\{ \frac{-m'(i+1)}{(i+1)! (j-1)!} \right. \\ & \left. + \frac{s + i(C(i-1) + m - d_1) + j(C'(j-1) + m' - d'_1)}{i! j!} - \frac{m(j+1)}{(i-1)! (j+1)!} \right\} \end{aligned}$$

c'est-à-dire

$$(27) \quad \begin{aligned} & \varepsilon \{ s+i(C(i-1)-d_1)+j(C'(j-1)-d'_1) \} \\ & > \frac{1}{\alpha} \{ i | C(i-1)+d_0 | + j | C'(j-1)+d'_0 | \} + \sum_{h=2}^r (i | d_h | + j | d'_h |) \alpha^{h-1}. \end{aligned}$$

Or ε étant pris supérieur à $\frac{1}{\alpha}$ cette relation est vraie pour $i + j$ assez grand et se réalisera par suite pour tout $i + j \geq 0$ en choisissant $s_0 > 0$ assez grand. Ce qui démontre le Lemme, dont on déduit.

THÉORÈME : (b) admet une et une seule solution entière en x et y et susceptible d'une majorante indépendante de s et de type exponentiel en x et y .

a) Il y a au plus une telle solution. S'il y en avait deux leur différence satisferait à

$$G_n - \sum_i B_{ni} \cdot G_i = 0$$

qui devrait admettre une solution non nulle formée de g_{ij} bornés. On pourrait alors écrire

$$\begin{aligned} G_n &= \sum_i B_{ni} \cdot G_i = \sum_{i_1 i_2} B_{ni_1} \cdot B_{i_1 i_2} \cdot G_{i_2} \\ &= \sum_{i_1 i_2 \dots i_p} B_{ni_1} B_{i_1 i_2} \dots B_{i_{p-1} i_p} \cdot G_{i_p}. \end{aligned}$$

Les g_{i_p} étant par hypothèse bornés on peut donc écrire

$$G_{i_p}^+ < K \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}$$

d'où

$$\begin{aligned} G_n^+ &\leq \sum_{i_1 \dots i_p} B_{ni_1}^+ \dots B_{i_{p-1} i_p}^+ \cdot K \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix} \leq K\varepsilon \sum_{i_1 \dots i_{p-1}} B_{ni_1}^+ \dots B_{i_{p-2} i_{p-1}}^+ \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix} \\ &\leq K\varepsilon^p \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

En faisant tendre p vers l'infini on en déduit $G_n^+ = 0$, d'où $G_n = 0$, d'où $g_{ij} = 0$.

b) En supposant que $F(x, y, + 0)$ admette une majorante de la forme $Me^{\alpha(x+y)}$, on montre d'autre part qu'il existe une solution correspondant à

$$(28) \quad G_n = B'_n + \sum_i B_{ni} \cdot B'_i + \sum_{i_1 i_2} B_{ni_1} \cdot B_{i_1 i_2} \cdot B'_{i_2} + \dots$$

En effet on peut déterminer α et s_0 de façon à satisfaire au lemme I et de plus assurer

$$B_n^+ \leq K \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}.$$

Pour cela il suffit de réaliser

$$\alpha^{-n} \cdot \Gamma_n^{-1} \cdot A_{n+1, n+1}^{-1}(s) \cdot \Gamma_n M \gamma^n \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix} \leq K \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}$$

c'est-à-dire

$$\begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix} \leq \frac{K}{M} \left(\frac{\alpha}{\gamma}\right)^n \Gamma_n^{-1} A_{n+1, n+1}(s) \Gamma_n \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}$$

ou encore

$$1 \leq \frac{K}{M} \left(\frac{\alpha}{\gamma}\right)^n \{s + Ci(i-1) + C'j(j-1) - d_1 i - d'_1 j\} \quad i+j=n.$$

Il suffit donc d'assurer $\alpha \geq \gamma$, pour que cette inégalité soit réalisable (pour tout $s \geq s_0 > 0$) à l'aide d'un choix convenable de la constante K . Il s'ensuit que

$$\sum_{i_1 \dots i_p} B_{ni_1}^+ \dots B_{i_{p-1} i_p}^+ \cdot B'_{i_p} \leq K \varepsilon^p \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}$$

ce qui assure la convergence de la série (28) qui donne alors la solution cherchée du système (26).

Le retour à la variable τ se réalise sans peine, en utilisant les résultats de la section précédente. On obtient ainsi une seule solution de classe C

pour l'équation (a). Cette solution n'est donc pas distincte de celle mise en évidence dans la section I.

Diverses remarques faites dans le chapitre I^{er} pourront être reprises dans le cas présent.

III. — SOLUTIONS STATIONNAIRES

On recherche ces solutions sous la forme

$$F(x, y) = \sum_{ij} \frac{f_{ij}}{i! j!} \alpha^i x^i y^j$$

les f_{ij} étant bornés. On posera

$$F_n = \begin{pmatrix} f_{n0} \\ \vdots \\ f_{0n} \end{pmatrix}$$

ces matrices étant données par le système d'équations

$$(30) \quad A_{n+1, n+1}(0) \cdot \Gamma_n F_n + \sum_{h=2}^r A_{n+1, n+h} \alpha^{h-1} \cdot \Gamma_{n+h-1} \cdot F_{n+h-1} = A'_{n+1, n} \cdot \frac{1}{\alpha} \cdot \Gamma_{n-1} F_{n-1}.$$

On sait que les valeurs singulières de $A_{n+1, n+1}(s)$ sont bornées supérieurement par Λ_n , quantité qui tend vers $-\infty$ lorsque $n \rightarrow +\infty$. On peut donc choisir $n_0 > 0$ assez grand tel que, pour $n > n_0$, les matrices $A_{nn}(0)$ étant inversibles, les équations (30) puissent se mettre sous la forme

$$(31) \quad F_n - \sum_i B_{ni} \cdot F_i = 0 \quad n > n_0$$

les B_{ni} étant toujours donnés par les formules (25) avec $s = 0$.

Or la démonstration du théorème de la section II montre que (31) est résoluble par itérations dès que n est assez grand. On peut donc faire choix de n_0 tel que, F_{n_0} étant supposé connu, tous les F_n d'indice plus élevé soient déterminés de façon unique en fonction de F_{n_0} sous la forme

$$(32) \quad F_n = D_{n+1, n_0+1} \cdot F_{n_0} \quad n > n_0.$$

On revient alors à (30) dont on tire par utilisation de (32)

$$(33) \quad H_{n_0+1, n_0+1} \cdot F_{n_0} = A'_{n_0+1, n_0} \cdot \Gamma_{n_0-1} \cdot F_{n_0-1},$$

H_{n_0+1, n_0+1} étant une matrice carrée dont la formulation explicite n'est pas aisée. Si cette matrice n'est pas singulière on obtient F_{n_0} de façon unique en fonction de F_{n_0-1} , ce qui permet d'exprimer, pour $n \geq n_0$, tous les F_n en fonction de F_{n_0-1} . (30) donne alors une relation analogue à (33) et liant F_{n_0-1} et F_{n_0-2} . On pourra en général exprimer F_{n_0-1} en fonction de F_{n_0-2} et ainsi de proche en proche, on parviendra jusqu'à l'expression de tous les F_n en fonction de F_0 . Donc, en général, à un facteur multiplicatif près, il existe une seule solution de classe C.

On est assuré d'être dans ce cas lorsque d_1 et d'_1 sont négatifs, d_0 et d'_0 positifs, les autres coefficients de sélection étant assez faibles. On réalise en effet (27) avec $s = 0$, pour tout $n \geq 1$, si

$$\varepsilon \{ -d_1 i - d'_1 j \} > \frac{1}{\alpha} (d_0 i + d'_0 j) + \sum_{h=2}^r (i |d_h| + j |d'_h|) \alpha^{h-1}$$

ce qui aura lieu si

$$\varepsilon d_1 + \frac{d_0}{\alpha} + \sum_{h=2}^r |d_h| \alpha^{h-1} < 0$$

est satisfaite ainsi que la relation analogue liant les coefficients de la seconde colonie. Par exemple, avec les notations de G. Malécot, la sélection étant du second degré, il suffira de réaliser

$$\begin{cases} t + |t| < u \\ t' + |t'| < u'. \end{cases}$$

Si H_{n_0+1, n_0+1} , ou l'une des matrices $H_{n+1, n+1}$ d'indice inférieur, est singulière, on pourra rencontrer plusieurs solutions de classe C. De toute façon il n'y aura parmi celles-ci qu'un nombre fini de solutions linéairement indépendantes. Il est difficile de caractériser ces divers cas de dégénérescence et nous ne ferons une étude plus approfondie qu'en nous restreignant aux hypothèses de la génétique en l'absence de sélection ou en l'absence de mutations.

A. — Étude du cas sans sélection.

On posera

$$\begin{cases} d_0 = v \geq 0 \\ d_1 = -(u + v) \leq 0 \end{cases} \quad d_i = 0 \quad i \geq 2$$

et des formules analogues pour la deuxième colonie.

Si $n \geq 2$, Λ_n sera donc négatif et la seule matrice $A_{n+1, n+1}(0)$ susceptible d'être singulière sera $A_{22}(0)$. Nous supposons momentanément que cela

n'est pas, le cas $|A_{22}(0)| = 0$ devant être étudié dans la sous-section suivante.

On remarque immédiatement que le théorème de Koch généralisé s'applique dès l'ordre 1, à condition de prendre $\alpha > 1$ assez grand. Il y a donc exactement une solution stationnaire de classe C. Comme d'autre part, (30) permet de calculer directement les F_n de proche en proche, de façon unique à partir de F_0 sans utiliser pour les f_{ij} la condition d'être bornés, il est inutile d'imposer aux solutions d'être de classe C, et on peut se contenter de la condition d'analyticité au voisinage de $x = y = 0$. En posant $A_{n+1,n+1} = A_{n+1,n+1}(0)$ on remplacera donc (30) par

$$(34) \quad A_{n+1,n+1} \cdot E_n = A'_{n+1,n} \cdot E_{n-1}$$

et on va établir quelques inégalités remarquables pour cette solution.

LEMME I :

$$(35) \quad A_{n+1,n+1}^{-1} \cdot A'_{n+1,n} \cdot \Delta_{n-1} \leq \Delta_n$$

Δ_n étant la matrice colonne d'ordre $n + 1$ dont le $i^{\text{ème}}$ élément est

$$1/(n + 1 - i)! (i - 1)!$$

Si on remplace dans $A'_{n+1,n}$, v et v' par $u + v$ et $u' + v'$ cette matrice deviendra $A''_{n+1,n}$ et le premier membre de (35) étant formé de matrices à éléments positifs ou nuls, on pourra écrire

$$(36) \quad A_{n+1,n+1}^{-1} \cdot A'_{n+1,n} \cdot \Delta_{n-1} < A_{n+1,n+1}^{-1} \cdot A''_{n+1,n} \cdot \Delta_{n-1}.$$

En notant Z le second membre de cette dernière relation, on aura

$$(37) \quad A_{n+1,n+1} \cdot Z = A''_{n+1,n} \cdot \Delta_{n-1}.$$

Or si on remplace v et v' par $u + v$ et $u' + v'$ dans l'équation de diffusion, celle-ci admettra la seule solution e^{x+y} ; c'est-à-dire qu'en remplaçant $A'_{n+1,n}$ par $A''_{n+1,n}$ dans les équations (34), on obtiendra pour solution $E_n = \Delta_n$. Il s'ensuivra que (37) admettra la seule solution $Z = \Delta_n$; et la formule (36) entraînera le Lemme.

COROLLAIRE :

$$E_n \leq \Delta_n \quad \text{si } E_0 = 1.$$

On remarque que $E_0 = \Delta_0$. On supposera donc $E_{n-1} \leq \Delta_{n-1}$ ce qui entraîne

$$E_n = A_{n+1,n+1}^{-1} \cdot A'_{n+1,n} \cdot E_{n-1} \leq A_{n+1,n+1}^{-1} \cdot A'_{n+1,n} \cdot \Delta_{n-1} \leq \Delta_n$$

et démontre ainsi le corollaire par récurrence.

Si $n > 2$ on majore cette expression par

$$UA_{n+1, n+1}^{-1} \cdot n\Delta_n \leq \frac{2U}{C_0(n-2)} \cdot \Delta_n$$

en utilisant les lemmes I et II.

Si $n = 1$

$$A_{22}^{-1} \cdot \delta_1 \cdot \Delta_0 = |A_{22}|^{-1} \left(\begin{matrix} u(m' + u' + v') + u'm \\ um' + u'(m + u + v) \end{matrix} \right) \leq k_1 \Delta_1.$$

Si $n = 2$

$$\Delta_2 - A_{33}^{-1} \cdot A'_{32} \cdot \Delta_1 = \Delta_2 - A_{33}^{-1} \begin{pmatrix} C + v \\ v + v' \\ C' + v' \end{pmatrix} \leq k_2 \Delta_2$$

si la condition suffisante (avec $k_2 \in [0, 1]$) est satisfaite

$$(1 - k_2)A_{33} \cdot \Delta_2 \leq \begin{pmatrix} C + v \\ v + v' \\ C' + v' \end{pmatrix}$$

cette condition matricielle se traduit par trois conditions scalaires

$$\left\{ \begin{matrix} (1 - k_2)(C + u + v) \leq C + v \\ (1 - k_2)(u + v + u' + v') \leq v + v' \\ (1 - k_2)(C' + u' + v') \leq C' + v' \end{matrix} \right.$$

qui sont vérifiées si k_2 est choisi comme indiqué dans l'énoncé.

COROLLAIRE :

$$\prod_{h=1}^{i+j} (1 - k_h) \frac{1}{i! j!} \leq e_{ij} \leq \frac{1}{i! j!}$$

lorsque $k_n \in [0, 1]$ et $e_{00} = 1$.

On déduit immédiatement du lemme précédent

$$\prod_{h=1}^n (1 - k_h) \Delta_n \leq E_n \leq \Delta_n \quad \text{si } k_h \in [0, 1]$$

ce qui dans les cas usuels aura toujours lieu. D'où les coefficients du développement de la solution prenant la valeur 1 pour $x = y = 0$.

Remarque. — La matrice A_{22} n'est singulière que si

$$m(u' + v') = m'(u + v) = (u + v)(u' + v') = 0$$

c'est-à-dire si

$$u = u' = v = v' = 0$$

ou bien si

$$m = u = v = 0 \quad (\text{ou } m' = u' = v' = 0)$$

cas que nous étudierons séparément. On remarque de suite que l'unicité d'une solution stationnaire n'est plus assurée, et que par exemple si $u = v = m = u' = v' = m' = 0$ l'équation (a) admet quatre solutions stationnaires de classe C, linéairement indépendantes, 1, e^x , e^y , e^{x+y} .

Nous rechercherons donc exceptionnellement ces solutions dans la classe \mathcal{L} . On constate qu'il n'y a alors aucune simplification lorsqu'on suppose les polynômes D_i de degré un, et nous abandonnerons cette hypothèse.

B. — Étude de deux cas d'absence de mutations.

I) $m' = 0$, $u'v' = 0$.

Supposons par exemple que $u' = 0$. En utilisant des notations déjà introduites, les solutions stationnaires de (a) seront données par

$$(38) \quad x^2 w_1 \left(\frac{\partial}{\partial x} \right) F + y^2 w_2 \left(\frac{\partial}{\partial y} \right) F + x \delta_1 \left(\frac{\partial}{\partial x} \right) F + y \delta_2 \left(\frac{\partial}{\partial y} \right) F + mx \left(\frac{\partial F}{\partial y} - \frac{\partial F}{\partial x} \right) = 0.$$

Recherchons les solutions de classe \mathcal{L}

$$(39) \quad F(x, y) = \int_{\mathcal{D}} e^{q_1 x + q_2 y} \cdot d\Phi(q_1, q_2)$$

\mathcal{D} étant le pavé $[0, 1] \times [0, 1]$. On remarque que $F(0, y)$ doit satisfaire à

$$y^2 w_2 \left(\frac{\partial}{\partial y} \right) F + y \delta_2 \left(\frac{\partial}{\partial y} \right) F = 0$$

équation qui a déjà été étudiée dans la section III du chapitre II. On en déduit

$$F(0, y) = a + (1 - a)e^y \quad 0 \leq a \leq 1$$

a n'étant non nul que si $v' = 0$. D'après (39) on en déduit que $d\Phi(q_1, q_2) = 0$ si $0 < q_2 < 1$ et par suite que

$$\begin{aligned} F(x, y) &= \int_0^1 e^{q_1 x} d\Phi(q_1, 0) + \int_0^1 e^{q_1 x + y} d\Phi(q_1, 1) \\ &= a\varphi(x) + (1 - a)e^y \psi(x) \end{aligned}$$

$\varphi(x)$ et $\psi(x)$ étant des fonctions de x seul, de classe \mathcal{L} , et telles que

$$\varphi(0) = \psi(0) = 1.$$

En revenant à (38)

$$a \left\{ x^2 w_1 \left(\frac{\partial}{\partial x} \right) \varphi + x \delta_1 \left(\frac{\partial}{\partial x} \right) \varphi - mx \frac{\partial \varphi}{\partial x} \right\} + (1-a)e^y \left\{ x^2 w_1 \left(\frac{\partial}{\partial x} \right) \psi + x \delta_1 \left(\frac{\partial}{\partial x} \right) \psi + mx \left(\psi - \frac{\partial \psi}{\partial x} \right) \right\} = 0$$

qui se décompose en

$$x^2 w_1 \left(\frac{\partial}{\partial x} \right) \varphi + x \left\{ \delta_1 \left(\frac{\partial}{\partial x} \right) \varphi - m \frac{\partial \varphi}{\partial x} \right\} = 0$$

$$x^2 w_1 \left(\frac{\partial}{\partial x} \right) \psi + x \left\{ \delta_1 \left(\frac{\partial}{\partial x} \right) \psi + m \left(\psi - \frac{\partial \psi}{\partial x} \right) \right\} = 0.$$

On retombe donc sur les équations donnant les solutions stationnaires dans le cas d'un isolat. φ et ψ seront donc donnés par la formule de Wright (Chap. II, Section III (5)).

On traite de même le cas $m = uv = 0$.

II) $u = u' = 0$, v et v' étant nuls ou non.

On posera $\delta_1(q_1) = v(1 - q_1) + q_1(1 - q_1)S_1(q_1)$ et de même pour δ_2 . Les solutions stationnaires de classe \mathcal{L} sont données par

$$(40) \quad \int_D e^{q_1 x + q_2 y} \cdot \left\{ Cx^2(q_1 - q_1^2) + C'y^2(q_2 - q_2^2) + (mx - m'y)(q_2 - q_1) + x(v(1 - q_1) + q_1(1 - q_1)S_1(q_1)) + y(v'(1 - q_2) + q_2(1 - q_2)S_2(q_2)) \right\} d\Phi(q_1, q_2) = 0$$

cette relation devant être vérifiée quels que soient x et y , nous astreindrons ces variables à satisfaire de plus à

$$mx - m'y = 0.$$

u et u' étant nuls, on peut (cf. : cas I) supposer $mm' \neq 0$. On pourra donc choisir x et y positifs. La parenthèse sous le signe somme va s'écrire

$$(41) \quad x(1 - q_1)[Cxq_1 + v + q_1S_1] + y(1 - q_2)[C'yq_2 + v' + q_2S_2].$$

Si $v = 0$ le premier crochet s'écrit $q_1(Cx + S_1)$. Il sera donc strictement positif pour $q_1 \in]0, 1[$ à condition de prendre $x > 0$ assez grand.

Si $v \neq 0$ il existe alors $\varepsilon > 0$ tel que pour $0 \leq q_1 < \varepsilon$ on ait

$$Cxq_1 + v + q_1S_1 > 0$$

et d'autre part lorsque $\varepsilon \leq q_1 < 1$ on peut rendre la même expression strictement positive en prenant $x > 0$ assez grand.

On fait des remarques analogues sur le second crochet. Il s'ensuit que :

Si l'un des v, v' est non nul, on pourra rendre (41) strictement positive pour $(q_1, q_2) \in D$ excepté pour $q_1 = q_2 = 1$. (40) ne pourra donc être vérifiée que si

$$d\Phi(q_1, q_2) = 0 \quad \text{pour} \quad (q_1, q_2) \in D \quad \text{et} \quad (q_1, q_2) \neq (1, 1).$$

Il s'ensuit que

$$F(x, y) = e^{x+y}.$$

Si $v = v' = 0$ on rend de la même manière (41) strictement positive sur tout le pavé D excepté aux quatre sommets. Ceci entraîne

$$d\Phi(q_1, q_2) = 0 \quad \text{lorsque} \quad \begin{cases} q_1(1 - q_1) \neq 0 \\ \text{ou} \\ q_2(1 - q_2) \neq 0. \end{cases}$$

En tenant compte de cette condition nécessaire dans (40) il viendra

$$\int_D e^{q_1 x + q_2 y} (mx - m'y)(q_2 - q_1) \cdot d\Phi(q_1, q_2) = 0,$$

c'est-à-dire

$$-e^x d\Phi(1, 0) + e^y d\Phi(0, 1) = 0.$$

Il s'ensuit que

$$d\Phi(q_1, q_2) = 0 \quad \text{si} \quad (q_1, q_2) \neq \begin{cases} (0, 0) \\ (1, 1) \end{cases}$$

et en posant $F(+0, +0) = a, 0 \leq a \leq 1$ on aura finalement

$$F(x, y) = a + (1 - a)e^{x+y}.$$

CHAPITRE IV

CAS GÉNÉRAL

On ne distinguera plus les actions dues aux phénomènes de sélection, de mutation, et de migration; on notera donc les D_k sous la forme

$$D_k^z(q_1, q_2, \dots, q_p) = \sum_{i_1, i_2, \dots, i_p \geq 0} k^{d_{i_1, i_2, \dots, i_p}} \cdot q_1^{i_1} \cdot q_2^{i_2} \cdot \dots \cdot q_p^{i_p}$$

la sommation étant finie ou non, mais la convergence absolue étant, dans le second cas, assurée pour $|q_i| \leq \eta, \forall i, \eta > 1$.

L'équation (a) va s'exprimer

$$(a) \quad \frac{\partial F}{\partial \tau} = \sum_k C_k x_k^2 \left(\frac{\partial F}{\partial x_k} - \frac{\partial^2 F}{\partial x_k^2} \right) + \sum_{i_1, i_2, \dots, i_p} x_k \cdot k d_{i_1, i_2, \dots, i_p} \cdot \frac{\partial^{i_1 + i_2 + \dots + i_p} F}{\partial x_1^{i_1} \partial x_2^{i_2} \dots \partial x_p^{i_p}}$$

On peut procéder comme dans le chapitre III, à condition d'abandonner les représentations matricielles. Les raisonnements en seront d'ailleurs simplifiés, quoique la solution cherchée doit être obtenue sous une forme moins maniable.

Recherchons pour l'équation (b) associée, une solution de la forme

$$(1) \quad G(x_1, x_2 \dots x_p; s) = \sum_{j_1, j_2, \dots, j_p \geq 0} \frac{\alpha^{j_1 + j_2 + \dots + j_p}}{j_1! j_2! \dots j_p!} \cdot g_{j_1, \dots, j_p}(s) \cdot x_1^{j_1} x_2^{j_2} \dots x_p^{j_p}$$

les $g_{j_1} \dots j_p(s)$ étant bornés, et la condition initiale étant notée

$$F(x_1 \dots x_p; +0) = \sum_{j_1, \dots, j_p \geq 0} \frac{f_{j_1, \dots, j_p}(0)}{j_1! \dots j_p!} \cdot x_1^{j_1} \dots x_p^{j_p}$$

avec la majorante

$$M e^{\gamma(x_1 + \dots + x_p)}$$

L'identification dans (b) des coefficients des termes en $x_1^{j_1} x_2^{j_2} \dots x_p^{j_p}$, après multiplication par $j_1! j_2! \dots j_p! / \alpha^{j_1 + \dots + j_p}$, conduit à

$$\left\{ s + \sum_{k=1}^p C_k j_k (j_k - 1) \right\} g_{j_1, \dots, j_p} = f_{j_1, \dots, j_p}(0) \cdot \alpha^{-(j_1 + \dots + j_p)} \\ + \frac{1}{\alpha} \sum_{k=1}^p C_k j_k (j_k - 1) \cdot g_{j_1, \dots, (j_k-1), \dots, j_p} \\ + \sum_{i_1, \dots, i_p} k d_{i_1, \dots, i_p} \cdot \alpha^{i_1 + \dots + i_p - 1} \cdot j_k \cdot g_{j_1 + i_1, j_2 + i_2, \dots, j_k + i_k - 1, \dots, j_p + i_p}$$

que l'on mettra sous la forme

$$(2) \quad g_{j_1, j_2, \dots, j_p} - \sum_{n_1, n_2, \dots, n_p} b_{j_1, \dots, j_p; n_1, \dots, n_p} \cdot g_{n_1, \dots, n_p} = b'_{j_1, \dots, j_p}$$

avec

$$(3) \quad b'_{j_1, \dots, j_p} = f_{j_1, \dots, j_p}(0) / (s - \lambda_{j_1, \dots, j_p}) \alpha^{j_1 + \dots + j_p} \\ = \beta'_{j_1, \dots, j_p} / (s - \lambda_{j_1, \dots, j_p})$$

$$(4) \quad b_{j_1 \dots j_p; n_1 \dots n_p} = \frac{1}{s - \lambda_{j_1 \dots j_p}} \left\{ \sum_k d_{n_1 - j_1, n_2 - j_2, \dots, n_k - j_k + 1, \dots, n_p - j_p} \cdot \alpha^{\sum (n_u - j_u)} \cdot \delta_k \right. \\ \left. + \frac{1}{\alpha} \sum_k C_k j_k (j_k - 1) \cdot \delta_{j_1 \dots j_k \dots j_p; n_1 \dots (n_k + 1) \dots n_p} \right\}$$

et

$$(5) \quad \lambda_{j_1 \dots j_p} = - \sum_{k=1}^p C_k j_k (j_k - 1).$$

En posant

$$K = \text{Max} \sum_{i_1 \dots i_p \geq 0} |{}_k d_{i_1 \dots i_p}| \eta^{i_1 + i_2 + \dots + i_p}$$

on pourra écrire

$$\sum_{n_1 \dots n_p} |b_{j_1 \dots j_p; n_1 \dots n_p}| < \frac{1}{s - \lambda_{j_1 \dots j_p}} \left\{ -\alpha^{-1} \lambda_{j_1 \dots j_p} + \frac{1}{\alpha} K \sum_k j_k \right\}$$

à condition de prendre $s \geq s_0 > 0$ et $\alpha \leq \eta$. On peut en déduire

$$(6) \quad \sum_{n_1 \dots n_p} |b_{j_1 \dots j_p; n_1 \dots n_p}| < \frac{1}{\alpha} + \frac{K}{\alpha} \cdot \frac{\sum_k j_k}{s_0 - \lambda_{j_1 \dots j_p}} < \varepsilon < 1$$

à condition de prendre $\alpha > 1$, puis en choisissant s_0 assez grand.

Si la condition initiale satisfait à $\gamma \leq \eta$, on prendra de plus $\alpha \geq \gamma$, et les $b'_{j_1 \dots j_p}$ seront bornés. On obtient alors par itération une et une seule solution de (a) sous la forme (1). Le retour à la variable τ se réalise comme dans le chapitre II, et conduit à une solution de classe C unique.

Remarque. — On peut se demander si les raisonnements précédents sont généralisables au cas d'une infinité dénombrable de colonies. Il est facile de vérifier que cela n'est pas toujours possible, tout au moins dans les cas d'intérêt pratique, correspondant à

$$\text{Min} \left\{ C_i \right\}_{i=1,2,\dots} = C_0 > 0.$$

On constate en effet, que la réalisation de la condition (6) n'est plus assurée par un choix convenable de s_0 . Par exemple

$$\sum_{n_1 \dots n_p} |b_{22 \dots 22, n_1 \dots n_p}| < \frac{1}{\alpha} + \frac{K}{\alpha} \cdot \frac{2p}{s_0 + 2C_0 p}$$

et lorsque $p \rightarrow +\infty$ le second membre a pour limite $\frac{1}{\alpha} + \frac{K}{C_0\alpha}$. Or les conditions

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{\alpha} + \frac{K}{C_0\alpha} < \varepsilon < 1 \\ \alpha < \eta \end{array} \right.$$

ne sont évidemment pas toujours compatibles.

Mais la condition $\alpha < \eta$ disparaît lorsque le rayon de convergence de $D_k(q_1, \dots, q_p)$ est infini, comme ce sera le cas dans tous les modèles intéressant la génétique. Il sera en particulier important d'examiner les simplifications qui ne peuvent manquer de se produire lorsque l'on sépare, ainsi qu'on l'a fait dans le chapitre III, les phénomènes de sélection et de migration, et qu'on impose à ce dernier des conditions de régularité assez restrictives. Les travaux de G. Malécot dans cette voie (voir G. Malécot (1) (2) et (3)) ont en effet montré que si on considère des modèles de migration isotropes sur le cercle ou sur le tore, les matrices de migration présentent des particularités remarquables permettant de pousser fort loin les calculs.

Ces diverses questions seront abordées dans un travail ultérieur; une adaptation des notations y sera également tentée, en vue de la généralisation des méthodes développées dans les pages précédentes, au cas d'une population, non plus groupée en colonies, mais répartie continûment sur le sol.

BIBLIOGRAPHIE

- M. S. BARTLETT, Some Evolutionary Stochastic Processes, *Jour. Roy. Stat. Soc. B.*, London, vol. XI, n° 2, 1949.
- R. CAMPBELL (1), Contribution à l'étude des solutions de l'équation de Mathieu associée, *Bull. Soc. Math. Fr.*, t. 78, 1950.
- (2) Équations intégrales des fonctions de Mathieu associées et applications, *Bull. Soc. Math. Fr.*, t. 78, 1950.
- (3) *Théorie générale de l'Équation de Mathieu*, Masson, 1955.
- R. COURANT et D. HILBERT, *Methods of Mathematical Physics*, Interscience Publishers, Inc., New York, 1953.
- H. T. DAVIS, *Theory of linear Operators*, The Principia Press, Bloomington, Indiana, 1936.
- G. DOETSCH, *Handbuch der Laplace. Transformation*, Birkhäuser Verlag Basel, Stuttgart, 1955.
- W. FELLER (1), Die Grundlagen der Volterraschen Theorie des Kampfes ums Dasein in wahrscheinlichkeitstheoretischer Behandlung, *Acta Biotheoretica*, vol. 5, 1939.
- (2) *Diffusion Processes in the Mathematical theory of evolution*, Proc. 2nd Symposium on Prob. and Stat., Berkeley, 1950.
- (3) The Parabolic differential equations and the associated semi-groups of transformations, *An. of Math.*, vol. 55, n° 3, 1952.

- M. FRÉCHET, *Théorie des événements en chaîne dans le cas d'un nombre fini d'états possibles*, Gauthier-Villars, 1952.
- M. GEVREY (1), *Thèse de Sc. Maths*, Gauthier-Villars, 1913.
- (2) Sur la nature analytique des solutions des équations aux dérivées partielles, *Ann. Ec. Norm.* (3), XXXV, 1918.
- E. GOURSAT (1), *Propriétés générales de l'équation d'Euler et de Gauss*, Hermann, 1936.
- (2) Sur les intégrales infiniment voisines des équations aux dérivées partielles, *Ann. Sc. Ec. Norm.*, 3^e série, 1906.
- E. L. INCE, *Ordinary differential equations*, Dover Publ., Inc.
- D. G. KENDALL, Stochastic Processes and population Growth, *Jour. Roy. Stat. Soc.*, vol. XI, n° 2, 1949, London.
- M. KIMURA (1), Some Problems of Stochastic Processes in Genetics, *An. Math Stat.*, 1957.
- M. KIMURA et J. F. CROW (2), *Some genetic problems in natural populations*, Proc. 3rd, Berkeley Symposium on Math. Stat. and Prob., vol. 4, 1956.
- (3) *Stochastic Processes and distribution of Gene frequencies under Natural selection*, Cold Spring harbor symposia on quantitative biology, vol. XX, 1955.
- A. KOLMOGOROFF, Ueber die analytischen Methoden in der Wahrscheinlichkeitsrechnung, *Math. Ann.*, t. 104, 1931.
- W. MAGNUS et F. OBERHETTINGER, *Formulas and Theorems for the Functions of Mathematical Physics*, Chelsea Publishing Company, New York, 1954.
- G. MALÉCOT (1), *Les mathématiques de l'hérédité*, Masson et Cie, 1948.
- (2), Quelques schémas probabilistes sur la variabilité des populations naturelles, *Annales de l'Université de Lyon*, 3^e série, A, fasc. 13, 1950.
- (3), Un traitement stochastique des problèmes linéaires en génétique de Population, *An. Un. Lyon*, 3^e série, A, fasc. 14, 1951.
- (4), Sur les modèles stochastiques linéaires asymptotiquement stationnaires, *An. Un. Lyon*, 3^e série, A, fasc. 17, 1954.
- (5), Sur quelques processus de mouvement brownien, *An. Un. Lyon*, 3^e série, A, fasc. 20, 1957.
- (6), Variances, covariances et moments des processus de Markoff à moyennes linéaires, *An. Un. Lyon*, 3^e série, A, fasc. 21, 1958.
- (7), *Les processus stochastiques et la méthode des fonctions génératrices ou caractéristiques*, Pub. ISUP, vol. 1, fasc. 3, 1952.
- (8), *Les modèles stochastiques en Génétique de Population*, Pub. ISUP, vol. VIII, fasc. 3, 1959.
- (9), La Génétique de Population, *Population*, 10^e année, n° 2, 1955.
- MORSE et FESHBACH, *Methods of Theoretical Physics*, MacGraw-Hill Book Company, Inc., New York.
- H. NEYRAND, *Thèse de Sc. Maths*, en cours de rédaction, Univ. Lyon.
- E. PICARD, *Traité d'Analyse*, Gauthier-Villars, t. III, 1896.
- A. TORTRAT, *Étude d'une méthode d'itération propre à certaines matrices, applications aux processus de Markoff correspondants, cas des processus continus homogènes par rapport à l'espace, cas non homogène*, Pub. Sc. Univ. Alger, série A, t. IV, n° 2, 1957.

(Manuscrit reçu le 20 novembre 1963).

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION.	24
CHAPITRE PREMIER :	
I. Étude d'un isolat en l'absence de sélection et de mutation.	26
II. Formation de l'équation de diffusion dans le cas général	32
CHAPITRE II : Étude d'un isolat.	38
I. Utilisation d'un procédé d'itération	38
II. Recherche d'un développement en série double avec une variable auxiliaire	46
III. Cas particuliers.	51
A. Sélection du premier degré	51
B. Sélection du second degré.	55
C. Solutions stationnaires.	63
IV. Étude de quelques équations voisines.	68
CHAPITRE III : Étude de deux colonies	76
I. Développement par rapport à une variable auxiliaire	76
II. Procédure d'itération	93
III. Solutions stationnaires.	97
A. Étude du cas sans sélection	98
B. Étude de deux cas d'absence de mutations	102
CHAPITRE IV : Étude du cas général	104
BIBLIOGRAPHIE.	107