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

M. GILLOIS
J. BOUFFETTE
AR. BOUFFETTE

Covariance génotypique a priori dans les populations homogames

Annales de l'I. H. P., section B, tome 5, nº 1 (1969), p. 87-99
<http://www.numdam.org/item?id=AIHPB_1969__5_1_87_0>

Ann. Inst. Henri Poincaré, Section B :
Vol. V, n° 1, 1969, p. 87-99. *Calcul des Probabilités et Statistique.*

Covariance génotypique *a priori* dans les populations homogames

par

M. GILLOIS (*), J. BOUFFETTE (**) et Ar. BOUFFETTE

SOMMAIRE. — Le but de ce travail est le calcul de la covariance génotypique *a priori* dans les populations homogames. On y distingue les probabilités pour qu'un gène appartienne à la classe d'isoaction (A) conditionnées respectivement par les situations d'isoaction, d'hétéroaction et de non contrainte pouvant exister entre deux gènes homologues.

INTRODUCTION

La relation de contrainte (aussi appelée de dépendance) entre gènes homologues (Gillois M., 1965-1966) permet d'étudier la covariance génotypique *a priori* entre zygotes appartenant à une population homogame.

« Deux gènes sont *contraints* si la connaissance de la nature de l'un nous permet de modifier notre degré d'incertitude quant à la nature de l'autre. Deux gènes sont *non contraints* si la connaissance de la nature de l'un ne nous apporte aucune information modifiant notre degré d'incertitude quant à la nature de l'autre » [*1*].

Plaçons-nous dans le cas de *biallélisme* où, écartant la contrainte en

(*) Station centrale de Génétique animale, Centre National de Recherches Zootechniques, Jouy-en-Josas, 78-Yvelines, France.
(**) Département de Mathématiques, Université de Lyon, Faculté des Sciences, 43, boulevard du 11-Novembre-1918, Villeurbanne, 69-Rhône, France.

probabilité, on ne retient que l'absolue contrainte. Alors deux gènes contraints G et G′ appartiennent :

— soit à la même classe d'isoaction, ils sont dits *isocontraints* (notation $G \leftrightarrow G'$),

— soit chacun à l'une des 2 classes d'isoaction, ils sont dits *hétérocontraints* (notation $G \not- G'$).

On notera deux gènes *non contraints* ou *indépendants* ($G \circ G'$).

LES SITUATIONS DE CONTRAINTE

Situations de contrainte d'ordre 2

Considérons deux gènes homologues G et G′. Ils sont respectivement isocontraints, hétérocontraints, non contraints avec les probabilités *a priori* F_1, F_2, F_3 s'ils sont ceux d'un même zygote tiré au sort ϕ_1, ϕ_2, ϕ_3 s'ils sont extraits de deux zygotes tirés au sort indépendamment d'une même génération. F_1, F_2, F_3 sont appelés *coefficients de contrainte zygotiques et* ϕ_1, ϕ_2, ϕ_3 *coefficients de contrainte parentaux.*

Situations de contrainte d'ordre 4

Considérons deux zygotes diploïdes I et J et appelons G_I, G'_I, G_J et G'_J leurs quatre gènes homologues. Nous pouvons définir 49 situations H_k et coefficients Δ_k de contrainte d'ordre 4, de rang 2. Ce sont :

Situations de contrainte d'ordre 4, de rang 2		Coefficients de contrainte
H_1 :	$[G_I \leftrightarrow G'_I \leftrightarrow G_J \leftrightarrow G'_J]$	Δ_1
H_2 :	$[G_I \leftrightarrow G'_I \leftrightarrow G_J] \not- (G'_J)$	Δ_2
H_3 :	$[G_I \leftrightarrow G'_I \leftrightarrow G'_J] \not- (G_J)$	Δ_3
H_4 :	$[G_I \leftrightarrow G_J \leftrightarrow G'_J] \not- (G'_I)$	Δ_4
H_5 :	$[G'_I \leftrightarrow G_J \leftrightarrow G'_J] \not- (G_I)$	Δ_5
H_6 :	$[G_I \leftrightarrow G'_I] \not- [G_J \leftrightarrow G'_J]$	Δ_6
H_7 :	$[G_I \leftrightarrow G_J] \not- [G'_I \leftrightarrow G'_J]$	Δ_7
H_8 :	$[G_I \leftrightarrow G'_J] \not- [G'_I \leftrightarrow G_J]$	Δ_8
H_9 :	$[G_I \leftrightarrow G'_I \leftrightarrow G_J] \circ (G'_J)$	Δ_9
H_{10} :	$[(G_I \leftrightarrow G'_I) \not- G_J] \circ (G'_J)$	Δ_{10}
H_{11} :	$[(G_I \leftrightarrow G_J) \not- G'_I] \circ (G'_J)$	Δ_{11}
H_{12} :	$[(G'_I \leftrightarrow G_J) \not- G_I] \circ [G'_J)$	Δ_{12}

Situations de contrainte d'ordre 4, de rang 2		Coefficients de contrainte
H_{13} :	$[G_I \leftrightarrow G'_I \leftrightarrow G'_J] \circ (G_J)$	Δ_{13}
H_{14} :	$[(G_I \leftrightarrow G'_I) \nleftrightarrow G'_J] \circ (G_J)$	Δ_{14}
H_{15} :	$[(G_I \leftrightarrow G'_J) \nleftrightarrow G'_I] \circ (G_J)$	Δ_{15}
H_{16} :	$[(G'_I \leftrightarrow G'_J) \nleftrightarrow G_I] \circ (G_J)$	Δ_{16}
H_{17} :	$[G_I \leftrightarrow G_J \leftrightarrow G'_J] \circ (G'_I)$	Δ_{17}
H_{18} :	$[(G_I \leftrightarrow G_J) \nleftrightarrow G'_J] \circ [G'_I)$	Δ_{18}
H_{19} :	$[(G_I \leftrightarrow G'_J) \nleftrightarrow G_J] \circ (G'_I)$	Δ_{19}
H_{20} :	$[(G_J \leftrightarrow G'_J) \nleftrightarrow G_I] \circ (G'_I)$	Δ_{20}
H_{21} :	$[G'_I \leftrightarrow G_J \leftrightarrow G'_J] \circ (G_I)$	Δ_{21}
H_{22} :	$[(G'_I \leftrightarrow G_J) \nleftrightarrow G'_J] \circ (G_I)$	Δ_{22}
H_{23} :	$[(G'_I \leftrightarrow G'_J) \nleftrightarrow G_J] \circ (G_I)$	Δ_{23}
H_{24} :	$[(G'_J \leftrightarrow G_J) \nleftrightarrow G'_I] \circ (G_I)$	Δ_{24}
H_{25} :	$[G_I \leftrightarrow G'_I] \circ [G_J \leftrightarrow G'_J]$	Δ_{25}
H_{26} :	$[G_I \leftrightarrow G'_I] \circ [G_J \nleftrightarrow G'_J]$	Δ_{26}
H_{27} :	$[G_I \nleftrightarrow G'_I] \circ [G_J \leftrightarrow G'_J]$	Δ_{27}
H_{28} :	$[G_I \nleftrightarrow G'_I] \circ [G_J \nleftrightarrow G'_J]$	Δ_{28}
H_{29} :	$[G_I \leftrightarrow G'_I] \circ (G_J) \circ [G'_J)$	Δ_{29}
H_{30} :	$[G_I \nleftrightarrow G'_I] \circ (G_J) \circ (G'_J)$	Δ_{30}
H_{31} :	$(G_I) \circ (G'_I) \circ [G_J \leftrightarrow G'_J]$	Δ_{31}
H_{32} :	$(G_I) \circ (G'_I) \circ [G_J \nleftrightarrow G'_J]$	Δ_{32}
H_{33} :	$[G_I \leftrightarrow G_J] \circ [G'_I \leftrightarrow G'_J]$	Δ_{33}
H_{34} :	$[G_I \leftrightarrow G_J] \circ [G'_I \nleftrightarrow G'_J]$	Δ_{34}
H_{35} :	$[G_I \nleftrightarrow G_J] \circ [G'_I \leftrightarrow G'_J]$	Δ_{35}
H_{36} :	$[G_I \nleftrightarrow G_J] \circ [G'_I \nleftrightarrow G'_J]$	Δ_{36}
H_{37} :	$[G_I \leftrightarrow G_J] \circ (G'_I) \circ (G'_J)$	Δ_{37}
H_{38} :	$[G_I \nleftrightarrow G_J] \circ (G'_I) \circ (G'_J)$	Δ_{38}
H_{39} :	$(G_I) \circ (G_J) \circ [G'_I \leftrightarrow G'_J]$	Δ_{39}
H_{40} :	$(G_I) \circ (G_J) \circ [G'_I - G'_J]$	Δ_{40}
H_{41} :	$[G_I \leftrightarrow G'_J] \circ [G'_I \leftrightarrow G_J]$	Δ_{41}
H_{42} :	$[G_I \leftrightarrow G'_J] \circ [G'_I \nleftrightarrow G_J]$	Δ_{42}
H_{43} :	$[G_I \nleftrightarrow G'_J] \circ [G'_I \leftrightarrow G_J]$	Δ_{43}
H_{44} :	$[G_I \nleftrightarrow G'_J] \circ [G'_I \nleftrightarrow G_J]$	Δ_{44}

Situations de contrainte d'ordre 4, de rang 2		Coefficients de contrainte
H_{45} :	$[G_I \leftrightarrow G'_J] \circ (G'_I) \circ (G_J)$	Δ_{45}
H_{46} :	$[G_I \not\leftrightarrow G_J] \circ (G'_I) \circ (G_J)$	Δ_{46}
H_{47} :	$(G_I) \circ (G'_J) \circ [G'_I \leftrightarrow G_J]$	Δ_{47}
H_{48} :	$(G_I) \circ (G'_J) \circ [G'_I \not\leftrightarrow G_J]$	Δ_{48}
H_{49} :	$(G_I) \circ (G'_I) \circ (G_J) \circ (G'_J)$	Δ_{49}

LES VARIABLES ALÉATOIRES GÉNÉTIQUES

La contribution numérique d'un gène à l'expression d'un caractère est aléatoire. Nous lui attachons une *variable aléatoire génique* X prenant les valeurs respectives s et t lorsque le gène considéré appartient aux classes d'isoaction A et a avec les probabilités *a priori* p et $q = 1 - p$. Considérons deux gènes homologues G et G′ d'une même zygote et les variables aléatoires X et X′ qui leur sont attachées.

Si les gènes G et G′ sont *isocontraints*, ils sont *a fortiori* isoactifs; on peut alors écrire la loi conjointe de X et X′ :

X′ \ X	s	t	Loi marginale de X′
s	p_1	0	p_1
t	0	q_1	q_1
Loi marginale de X	p_1	q_1	1

Si les gènes G et G′ sont *hétérocontraints*, on a alors :

$$\Pr (X = s, \quad X' = t) + \Pr (X = t, \quad X' = s) = 1$$

Comme, de plus, la relation d'hétérocontrainte est symétrique, on a la loi conjointe de X et X' :

X' \ X	s	t	Loi marginale de X'
s	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
t	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}$
Loi marginale de X	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	1

Si les gènes G et G' sont *non contraints*, alors les variables X et X' sont indépendants en probabilité. Leur loi conjointe est :

X' \ X	s	t	Loi marginale de X'
s	p_3^2	$p_3 q_3$	p_3
t	$p_3 q_3$	q_3^2	q_3
Loi marginale de X	p_3	q_3	1

On a entre ces différentes probabilités la relation :

$$\boxed{p = F_1 . p_1 + F_2 . \frac{1}{2} + F_3 . p_3}$$

Soit un zygote diploïde quelconque H. Étudions un caractère déterminé par deux gènes homologues G_H et G'_H. Nous connaissons les lois conjointes X et X' sous les différentes conditions de contrainte, par suite, nous pouvons en déduire la loi de probabilité *a priori* de toute fonction de ces deux variables aléatoires, en particulier de la variable *aléatoire zygotique*: $Y = X + X'$. En général, les deux gènes homologues réunis dans un zygote diploïde n'additionnent pas leurs effets potentiels dans la réalisation quantitative d'un caractère. Les contributions numériques des génotypes AA, A*a* et *aa* sont respectivement *i*, *j* et *k*, ce qui introduit la *variable aléatoire génotypique*: Z. Nous la considérons comme la combinaison linéaire des *variables aléatoires* géniques X et X′ et *de dominance* D définie par :

$$Z = X + X' + D.$$

Centrons Z sous la condition de non contrainte : $E_{c3}(Z) = 0$ et estimons *s* et *t* par la méthode des moindres carrés en rendant minimum la moyenne de D^2, ce qui se traduit par les relations :

$$p_3(i - 2s) + q_3(j - s - t) = 0$$
$$p_3(j - s - t) + q_3(k - 2t) = 0$$

ou encore :

$$p_3 s + q_3 t = 0$$
$$s = p_3 i + q_3 j$$
$$t = p_3 j + q_3 k$$

Alors :

$$\boxed{\begin{aligned} E(Z) &= F_1 . E_{c1}(Z) + F_2 . E_{c2}(Z) + F_3 . E_{c3}(Z) \\ &= F_1[E_{c1}(Y) + E_{c1}(D)] + F_2[E_{c2}(Y) + E_{c2}(D)] \end{aligned}}$$

COVARIANCE GÉNOTYPIQUE *A PRIORI* ENTRE DEUX ZYGOTES QUELCONQUES PRIS A UNE GÉNÉRATION DONNÉE

Soient deux zygotes I et J d'une même génération.

$$\mathrm{cov}\,(Z_I . Z_J) = E(Z_I . Z_J) - E(Z_I) . E(Z_J)$$

Calculons $E(Z_I . Z_J)$ en appliquant le théorème des moyennes conditionnées :

$$E(Z_I . Z_J) = \sum_{k=1}^{49} \Delta_k . E_k(Z_I . Z_J)$$

avec :

$$E_k(Z_I . Z_J) = E_k(Y_I . Y_J) + E_k(Y_I . D_J) + E_k(Y_J . D_I) + E_k(D_I . D_J)$$

Il est donc nécessaire de déterminer la loi conjointe des couples (Y_I, Y_J), (Y_I, D_J), (Y_J, D_J) et (D_I, D_J) lorsque l'on suppose que les 4 gènes homologues G_I, G_I', G_J et G_J' sont liés par une des 49 situations de contrainte d'ordre 4, de rang 2.

Exemples :

1) Si les 4 gènes sont dans la *situation* H_1, alors les 4 variables aléatoires géniques obéissent conjointement à la loi :

X_I	X_I'	X_J	X_J'	Probabilités
s	s	s	s	p_1
t	t	t	t	q_1

Par suite :

$$\underline{E_1(Z_I . Z_J) = E_{c1}(Y^2) + 2\,E_{c1}(Y . D) + E_{c1}(D^2)}$$

avec :

$$E_{c1}(Y^2) = p_1 . (2s)^2 + q_1(2t)^2$$
$$E_{c1}(Y . D) = p_1 . 2s(i - 2s) + q . 2t(k - 2t)$$
$$E_{c1}(D^2) = p_1 . (i - 2s)^2 + q_1 . (k - 2t)^2$$

2) *Cas de la situation* H_2 : seuls les événements suivants sont possibles :

$(X_I = s,\ X_I' = s,\ X_J = s,\ X_J' = t)$ et $(X_I = t,\ X_I' = t,\ X_J = t,\ X_J' = s)$.

Le premier se réalise lorsque G_J' appartient à la classe d'isoaction (a). Or, il est hétérocontraint à l'un quelconque des gènes G_I, G_I', G_J donc il appartient à la classe (a) avec la probabilité $\frac{1}{2}$ d'où :

X_I	X_I'	X_J	X_J'	Probabilités
s	s	s	t	$\frac{1}{2}$
t	t	t	s	$\frac{1}{2}$

Par suite :

$$\underline{E_2(Z_I, Z_J) = [E_{c2}(Y)]^2 + E_{c2}(YD) + E_{c2}(Y).E_{\overline{c2}}(D) + E_{\overline{c2}}(D).E_{c2}(D).}$$

avec : $E_{c2}(Y) = s + t$ et $E_{c2}(Y^2) = [E_{c2}(Y)]^2$

$$E_{c2}(D) = j - s - t$$

$$E_{c2}(YD) = E_{c2}(Y).E_{c2}(D) = (s + t).(j - s - t)$$

et en posant :

$$E_{\overline{c2}}(D) = \frac{1}{2}(i - 2s) + \frac{1}{2}(k - 2t)$$

3) *Cas de la situation* H_{10} : la variable aléatoire X'_J est indépendante en probabilité du triplet (X_I, X'_I, X_J). On a

$$\Pr(X'_J = s) = p_3 \quad \text{et} \quad \Pr(X'_J = t) = q_3.$$

Le raisonnement fait pour la situation H_2 peut-être répété et on a :

$$\Pr(X_I = s,\ X'_I = s,\ X_J = t) = \Pr(X_I = t,\ X'_I = t,\ X_I = s) = \frac{1}{2}$$

d'où la loi conjointe des variables aléatoires X_I, X'_I, X_J, X'_J :

X_I	X'_I	X_J	X'_J	Probabilités
s	s	t	s	$\frac{1}{2}p_3$
s	s	t	t	$\frac{1}{2}q_3$
t	t	s	s	$\frac{1}{2}p_3$
t	t	s	t	$\frac{1}{2}q_3$

Par suite :

$$\underline{E_{10}(Z_I.Z_J) = -\frac{1}{2}E_{\overline{c3}}(Y^2) + E_{c2}(Y).E_{\overline{c2}}(D) - \frac{1}{2}E_{\overline{c2}}(YD)}$$

en posant :

$$E_{\overline{c3}}(Y^2) = 4p_3s^2 + 4q_3t^2 = -4st$$

$$E_{\overline{c2}}(YD) = \frac{1}{2}.2s(i-2s) + \frac{1}{2}.2t(k-2t)$$

Remarques :

1) Les notations $\overline{c_2}$ et $\overline{c_3}$ sont introduites uniquement pour la commodité des écritures. $\overline{c_2}$ et $\overline{c_3}$ correspondent pour deux gènes homologues aux deux lois conjointes suivantes :

$\overline{c_2}$

X \ X′	s	t
s	$\frac{1}{2}$	0
t	0	$\frac{1}{2}$

$\overline{c_3}$

X \ X′	s	t
s	p_3	0
t	0	q_3

2) On a aussi la relation :

$$E_{c2}(D^2) = E_{c3}(D^2) = (j-s-t)^2 = (i-2s)(k-2t)$$

La covariance génotypique *a priori* entre deux zygotes diploides pris au hasard à une génération donnée, dans une population homogame, a pour expression :

$$\text{cov}(Z_I, Z_J) =$$

$$E_{c1}(Y^2).\left[\Delta_1 + \frac{1}{2}\Delta_9 + \frac{1}{2}\Delta_{13} + \frac{1}{2}\Delta_{17} + \frac{1}{2}\Delta_{21}\right] +$$

$$E_{c2}(Y^2).\left[\Delta_2 + \Delta_3 + \Delta_4 + \Delta_5 + \Delta_7 + \Delta_8 + \frac{1}{2}\Delta_{11} + \frac{1}{2}\Delta_{12} + \frac{1}{2}\Delta_{15} + \frac{1}{2}\Delta_{16} + \frac{1}{2}\Delta_{18} + \frac{1}{2}\Delta_{19} + \frac{1}{2}\Delta_{22} + \frac{1}{2}\Delta_{23} + \Delta_{28} + \frac{1}{2}\Delta_{36} + \frac{1}{2}\Delta_{44} - F_2F'_2\right] +$$

$$
\begin{aligned}
& E_{c3}(Y^2).[\Delta_{33} + \Delta_{41}] + \\
& E_{\overline{c3}}(Y^2).\Big[- \Delta_6 - \frac{1}{2}\Delta_{10} - \frac{1}{2}\Delta_{14} - \frac{1}{2}\Delta_{20} - \frac{1}{2}\Delta_{24} - \frac{1}{2}\Delta_{36} + \frac{1}{4}\Delta_{37} \\
& \qquad - \frac{1}{4}\Delta_{38} + \frac{1}{4}\Delta_{39} - \frac{1}{4}\Delta_{40} - \frac{1}{2}\Delta_{44} + \frac{1}{4}\Delta_{45} - \frac{1}{4}\Delta_{46} + \frac{1}{4}\Delta_{47} \\
& \qquad - \frac{1}{4}\Delta_{48}\Big] + \\
& E_{c1}(YD).\Big[2\Delta_1 + \frac{1}{2}\Delta_9 + \frac{1}{2}\Delta_{13} + \frac{1}{2}\Delta_{17} + \frac{1}{2}\Delta_{21}\Big] + \\
& E_{c2}(YD).\Big[\Delta_2 + \Delta_3 + \Delta_4 + \Delta_5 + 2\Delta_7 + 2\Delta_8 + \frac{1}{2}\Delta_{11} + \frac{1}{2}\Delta_{12} + \frac{1}{2}\Delta_{15} \\
& \qquad + \frac{1}{2}\Delta_{16} + \frac{1}{2}\Delta_{18} + \frac{1}{2}\Delta_{19} + \frac{1}{2}\Delta_{22} + \frac{1}{2}\Delta_{23} + 2\Delta_{28} - \Delta_{34} \\
& \qquad - \Delta_{35} + \Delta_{36} - \Delta_{42} - \Delta_{43} + \Delta_{44} - 2F_2F'_2] + \\
& E_{\overline{c2}}(YD).\Big[- 2\Delta_6 - \frac{1}{2}\Delta_{10} - \frac{1}{2}\Delta_{14} - \frac{1}{2}\Delta_{20} - \frac{1}{2}\Delta_{24} - \Delta_{36} - \Delta_{44}\Big] + \\
& E_{c2}(Y).E_{\overline{c2}}(D).[\Delta_2 + \Delta_3 + \Delta_4 + \Delta_5 + 4\Delta_6 + \Delta_{10} + \Delta_{14} + \Delta_{20} + \Delta_{24} \\
& \qquad + 2\Delta_{36} + 2\Delta_{44}] + \\
& [E_{c1}(Y) + E_{c1}(D)]^2.[\Delta_{25} - F_1F'_1] + \\
& [E_{c1}(Y) + E_{c1}(D)].[E_{c2}(Y) + E_{c2}(D)].[\Delta_{26} + \Delta_{27} - F_1F'_2 - F_2F'_1] + \\
& E_{c1}(D^2).[\Delta_1] + \\
& E_{c3}(D^2).[\Delta_6 + \Delta_7 + \Delta_8 + \Delta_{28} + \Delta_{33} - \Delta_{34} - \Delta_{35} + \Delta_{36} + \Delta_{41} - \Delta_{42} \\
& \qquad - \Delta_{43} + \Delta_{44} - F_2F'_2] + \\
& E_{c2}(D).E_{\overline{c2}}(D).[\Delta_2 + \Delta_3 + \Delta_4 + \Delta_5].
\end{aligned}
$$

VARIANCE GÉNOTYPIQUE *A PRIORI*

Elle se déduit de l'expression de la covariance génotypique *a priori* dans laquelle on écrit :

$$\Delta_1 = F_1 \qquad \Delta_7 = F_2 \quad \text{et} \quad \Delta_{33} = F_3$$
$$\text{var } Z = \text{cov }(Z, Z)$$

$$\boxed{\begin{aligned} &\text{var } Z = \\ &F_1 . E_{c1}(Y^2) + (F_2 - F_2^2) . E_{c2}(Y^2) + F_3 . E_{c3}(Y^2) + 2F_1 . E_{c1}(YD) \\ &\qquad + 2(F_2 - F_2^2) . E_{c2}(YD) - F_1^2 . [E_{c1}(Y) + E_{c1}(D)]^2 \\ &\qquad - 2F_1F_2 . [E_{c1}(Y) + E_{c1}(D)] . [E_{c2}(Y) + E_{c2}(D)] + F_1 . E_{c1}(D^2) \\ &\qquad + (F_2 + F_3 - F_2^2) . E_{c3}(D^2). \end{aligned}}$$

Cette expression est équivalente à celle obtenue par un calcul direct de la variance génotypique *a priori* :

$$\begin{aligned} \text{var } Z = E(Z^2) - [E(Z)]^2 = F_1 . E_{c1}(Z^2) + F_2 . E_{c2}(Z^2) + F_3 . E_{c3}(Z^2) - \\ - [F_1 . E_{c1}(Z) + F_2 . E_{c2}(Z)]^2. \end{aligned}$$

CAS PARTICULIERS

1) M. Gillois (1966) [*2*] a donné une expression de la variance génotypique *a priori* que nous retrouvons ici en considérant une population dans laquelle $p_1 = p_3$, ce qui entraîne les relations suivantes :

$$\begin{aligned} E_{c1}(Y) &= 2(ps + qt) = 0 \\ [E_c(D)]^2 &= E_p(D^2) \\ E_{\overline{c3}}(Y^2) &= 4(ps^2 + qt^2) = E_{c1}(Y^2) = 2E_{c3}(Y^2). \end{aligned}$$

2) *Cas de l'homogamie gamétique d'identité :*

Nous savons [*3*] que si dans la génération d'origine les probabilités des classes d'isoaction $p_{1,0}$ et $p_{3,0}$ sont égales, alors elles restent constantes au cours des générations :

$$p_{1,0} = p_{3,0} = p_{1,n} = p_{3,n} = p.$$

De plus, si $F_2(0) = \phi_2(0) = 0$, alors en absence de mutation, deux gènes homologues pris parmi ceux des deux zygotes I et I sont soit isocontraints, soit non contraints. La covariance et la variance génotypiques ont alors pour expression :

$$\begin{aligned}
&\operatorname{cov}(Z_I, Z_J) = \\
&E_{c3}(Y^2).\left[2\Delta_1 + \Delta_9 + \Delta_{13} + \Delta_{17} + \Delta_{21} + \Delta_{33} + \frac{1}{2}\Delta_{37} + \frac{1}{2}\Delta_{39} + \Delta_{41} + \frac{1}{2}\Delta_{45} + \frac{1}{2}\Delta_{47}\right] + \\
&E_{c1}(YD).\left[2\Delta_1 + \frac{1}{2}\Delta_9 + \frac{1}{2}\Delta_{13} + \frac{1}{2}\Delta_{17} + \frac{1}{2}\Delta_{21}\right] + \\
&E_{c3}(D^2).[\Delta_{25} + \Delta_{33} + \Delta_{41} - F_1F_1'] + \\
&E_{c1}(D^2).[\Delta_1].
\end{aligned}$$

et :

$$\begin{aligned}
&\operatorname{var} Z = \\
&(1 + F_1).E_{c3}(Y^2) + 2F_1.E_{c1}(YD) + (1 - F_1 - F_1^2).E_{c3}(D^2) + \\
&\qquad + F_1.E_{c1}(D^2).
\end{aligned}$$

Ces deux expressions sont identiques à celles obtenues par M. Gillois [*4*] au cours du calcul du coefficient de corrélation théorique entre deux zygotes consanguins et apparentés dans le cas dominance. Il utilisait alors les situations et les coefficients d'identité restreinte.

CONCLUSION

Outre son intérêt théorique, le calcul de la covariance génotypique dans une population homogame est un exemple d'utilisation des relations de contrainte. Il permet aussi de remarquer que les probabilités conditionnées par les situations de contrainte des classes d'isoaction sont en général différentes dans une même génération. L'étude de leurs variations au cours des générations fait l'objet des travaux récents de M. Gillois [*3*].

BIBLIOGRAPHIE

[*1*] GILLOIS M., La relation de dépendance en génétique. *Ann. Inst. Henri Poincaré*, sect. B, **2** (3), 1966, 261-278.

[*2*] GILLOIS M., L'homogamie dans une population d'effectif limité. *Ann. Inst. Henri Poincaré*, sect. B, **2** (4), 1966, 299-347.

[*3*] GILLOIS M., Logique mathématique de l'hérédité. Station Centrale de Génétique animale, Jouy-en-Josas, 1968 *(sous presse)*.

[*4*] GILLOIS M., Relation d'identité en génétique. I. Postulats et axiomes mendéliens. II. Corrélation génétique dans le cas de dominance. *Ann. Inst. Henri Poincaré*, sect. B, **2** (1), 1965, 1-94.

(Manuscrit reçu le 17 juillet 1968).