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

G. MALÉCOT

Évolution continue des fréquences d'un gène mendélien (dans le cas de migration homogène entre groupes d'effectif fini constant)

Annales de l'I. H. P., section B, tome 2, nº 2 (1965), p. 137-150
<http://www.numdam.org/item?id=AIHPB_1965__2_2_137_0>

Ann. Inst. Henri Poincaré, Section B :
Vol. II, n° 2, 1965, p. 137-150 *Calcul des Probabilités et Statistique.*

Évolution continue des fréquences d'un gène mendélien (dans le cas de migration homogène entre groupes d'effectif fini constant)

par

G. MALÉCOT
(Faculté des Sciences de Lyon).

Soient $q_i(t) - C$ les écarts, à la date t, entre les r paramètres $q_i(t)$ (qui définissent les compositions génétiques des r groupes ([1])) et leur commune valeur d'équilibre C ([2]).

Regardons ces écarts comme les composantes d'un vecteur colonne $Q(t)$. Les « forces de rappel « (mutation, sélection linéarisée) s'exerçant sur chaque paramètre q pendant l'intervalle de temps $t \dots t + \delta t$ entraînent par hypothèse une variation de celui-ci qui est de la forme

$$\delta q_i = - k(q_i - C)\delta t + o(\delta t),$$

que nous regarderons comme composante d'un vecteur colonne :

$$\delta Q = - kQ\delta t + o(\delta t).$$

En outre, les « migrations » entre groupes entraînent, pendant ce même intervalle de temps, des « échanges » qui impriment une variation de la forme :

$$\delta' q_i = \sum_{j \neq i} l_{ij}(q_j - q_i)\delta t + o(\delta t) = \sum_j l_{ij} q_j \delta t + o(\delta t)$$

([1]) C'est-à-dire les fréquences dans les r groupes d'un genre déterminé, $1 - q_i(t)$ étant la fréquence de l'ensemble des gènes allèles.

([2]) Cf. G. MALÉCOT, *Population*, 1955, n° 2, p. 255.

en posant

$$l_{ii} = - \sum_{j \neq i} l_{ij}.$$

Les « perturbations aléatoires » dans chaque groupe (renouvellement aléatoire, par remplacements des décédés pendant l'intervalle $t \dots t + \delta t$ par des « naissants » issus du tirage au sort de gamètes en nombre moyen $N\nu\delta t$ dont chacun à égale probabilité de reproduire chacun des N gènes homologues existants dans le groupe ([3])) impriment aux q_i des variations aléatoires $\varepsilon_i\sqrt{\delta t}$ ([4]) (indépendantes entre elles), de moyennes conditionnées $\mathcal{M}_C(\varepsilon\sqrt{\delta t})$ *nulles* et de variances conditionnées

$$= \mathcal{M}_C[\varepsilon_i^2 \delta t] = \frac{\nu}{N}(1 - q_i)q_i\delta t + o(\delta t) = w_{ii}\delta t + o(\delta t) \text{ } (^5).$$

La variation totale des r compositions q_i entre les dates t et $t + \delta t$ se résume dans l'équation matricielle :

$$\text{(M)} \quad Q(t + \delta t) - Q(t) = - kQ\delta t + LQ\delta t + \varepsilon\sqrt{\delta t} + o(\delta t).$$

L désignant la « matrice de migration », matrice carrée d'éléments l_{ij} $\left(\text{la formule } \sum_j l_{ij} = 0\right.$, posée par définition des l_{ij}, entraîne que les éléments de chaque ligne ont une somme nulle).

1° Le « théorème des moyennes conditionnées » donne immédiatement, pour la moyenne $\overline{Q}(t)$ de la loi de probabilité *a priori* (calculée pour $t = 0$) de $Q(t)$:

$$(\overline{M}) \quad \delta\overline{Q}(t) = (- k\overline{Q} + L\overline{Q})\delta t + o(\delta t).$$

Les composantes $\overline{q}_i(t) - C$ (excès — % à l'équilibre — des moyennes *a priori* des r compositions aléatoires qui se réaliseront à la date t) du vec-

---

([3]) Nous supposerons donc que tous les groupes soient de même effectif (avec N *loci*). La formule (5) ci-dessous peut évidemment s'étendre au cas où le j-ème groupe a un effectif N_j, il suffit d'y remplacer N par N_j variable avec j. Mais dans toutes les applications, nous supposerons N_j indépendant de j, c'est pourquoi nous le notons N pour simplifier les écritures.

([4]) Nous utilisons ici la commode « notation de Paul Lévy » pour les « équations différentielles stochastiques ».

([5]) Il pourra être commode, pour la généralité des écritures, d'utiliser la notation w_{ij} pour désigner la quantité $\delta_{ij}w_{ji}$ (nulle lorsque $j \neq i$), qui est toujours, en raison de l'indépendance, égale à $M_C(\varepsilon_i\varepsilon_j)$.

teur colonne $\overline{Q}(t)$ vérifient donc un système différentiel normal d'ordre r qui s'écrit sous forme matricielle :

$$\frac{d\overline{Q}}{dt} = (L - kI)\overline{Q}(t). \tag{1}$$

I désignant la « matrice unité » (et L — kI la matrice d'éléments $l_{ij} - k\delta_{ij}$). Une légère modification des notations et méthodes de mon mémoire de 1958 (*Annales de l'Université de Lyon*, A. 21, p. 33) permet de résoudre (1) par « diagonalisation » : en désignant par U la matrice carrée ayant pour colonnes les r vecteurs propres U_g de la matrice L (vecteurs non nuls qui satisfont à $LU_g = s_g U_g$, s_g étant la valeur propre correspondante), le « changement de variables » défini par $\overline{Y}(t) = U^{-1}\overline{Q}(t)$ donne

$$\frac{d\overline{Y}}{dt} = (S - kI)\overline{Y}(t)$$

(S étant la matrice diagonale d'éléments s_g) (6).

Les nouvelles variables $\overline{Y}_j(t)$ sont (si toutes les valeurs propres s_g sont distinctes) de la forme suivante (le système étant maintenant à « variables séparées ») :

$$\overline{Y}_g(t) = \overline{Y}_g(0)e^{(s_g - k)t}.$$

La formule inverse $\overline{Q}(t) = U\overline{Y}(t)$ donne alors, en désignant par U_{kg} les composantes des vecteurs propres U_g, les « moyennes » *a priori* :

$$\bar{q}_k(t) - C = \sum_g U_{kg}\overline{Y}_g(0)e^{(s_g - k)t}. \tag{2}$$

Or la *structure* de la « matrice de migration » L (matrice carrée dont les éléments *non* diagonaux sont positifs ou nuls, et les éléments diagonaux négatifs, les sommes des éléments de chaque ligne étant par contre nulle) montre qu'*aucune des valeurs propres s_g ne peut avoir une partie réelle positive* : *(Th. de Tambs-Lyche)*, il en résulte que, lorsque $t \to +\infty$ et si $k > 0$ (7) toutes les exponentielles figurant dans (2) tendent vers zéro, et que les moyennes *a priori* de fréquences dans tous les groupes tendent vers la limite commune C, avec les vitesses qui sont définies par la formule (2).

---

(6) Il suffit de multiplier (1) à gauche par la matrice U^{-1} (indépendante du temps t) après avoir remplacé L par USU^{-1}.

(7) Ce qui exige la possibilité de mutations dans les deux sens et exclut la possibilité d'extinction définitive de l'un des gènes allèles.

2° Recherchons maintenant les covariances *a priori* (à la date 0) des compositions qui se réaliseront à la date t, nous désignerons ces covariances par :

$$(3) \qquad v_{kj}(t) = \overline{[q_k(t) - \bar{q}_k(t)][q_j(t) - \bar{q}_j(t)]}.$$

D'ailleurs le vecteur « écart aléatoire » de composantes $q_k(t) - \bar{q}_k(t)$, que nous noterons dorénavant $Q_1(t)$, vérifie évidemment, par soustraction des équations (M) et $(\overline{M})$, les équations (M_1) déduites de M en remplaçant la notation Q par Q_1. Écrivons ces équations, ainsi que les équations « transposées » obtenues en remplaçant le « vecteur colonne » Q_1 pour le « vecteur ligne » Q'_1 de mêmes composantes (et en remplaçant le vecteur aléatoire $\varepsilon\sqrt{\delta t}$ pour le vecteur ligne, $\varepsilon'\sqrt{\delta t}$ de mêmes composantes $\varepsilon_i\sqrt{\delta t}$) :

$$(M_1) \begin{cases} Q_1(t + \delta t) = Q_1(t) + (L - kI)Q_1\delta t + \varepsilon\sqrt{\delta t} + o(\delta t) \\ Q'_1(t + \delta t) = Q'_1(t) + Q'_1(L' - kI)\delta t + \varepsilon'\sqrt{\delta t} + o(\delta t). \end{cases}$$

Or les $v_{kj}(t)$ sont par définition les moyennes *a priori* les éléments d'une matrice carrée qui n'est autre que le produit matriciel à gauche du vecteur ligne $Q'_1(t)$ par le vecteur colonne $Q_1(t)$ [il suffit d'interpréter les formules (3)].

Nous pouvons donc écrire :

$$V(t) = \| v_{kj}(t) \| = \overline{Q_1(t)Q'_1(t)}$$
$$V(t + \delta t) = \| v_{kj}(t + \delta t) \| = \overline{Q_1(t + \delta t)Q'_1(t + \delta t)}.$$

Mais les formules (M_1) nous permettent d'abord de calculer la moyenne *conditionnée* (par la connaissance des composantes de $Q_1(t)$, connaissance que nous symboliserons par l'indice C) :

$$\mathcal{M}_C[Q_1(t + \delta t)Q'_1(t + \delta t)] = Q_1(t)Q'_1(t)$$
$$+ [LQ_1Q'_1 + Q_1Q'_1L' - 2kQ_1Q'_1 + \mathcal{M}_C(\varepsilon\varepsilon')]\delta t + o(\delta t).$$

Mais la moyenne *a priori* du 1er membre est d'après le théorème des moyennes conditionnées la matrice $V(t + \delta t)$, alors que celle du 1er terme du 2^e membre est $V(t)$. D'où, en formant $\dfrac{V(t + \delta t) - V(t)}{t}$ et faisant tendre δt vers zéro :

$$(4) \qquad \frac{dV}{dt} = LV + VL' - 2kV + \mathcal{M}[\mathcal{M}_C(\varepsilon\varepsilon')].$$

Comme $\mathcal{M}_C(\varepsilon\varepsilon') = \| \mathcal{M}_C(\varepsilon_i\varepsilon_j) \| = \| w_{ij} \| = \| \delta_{ij}w_{jj}(t) \|$, il suffit de désigner par $w_j(t)$ les moyennes *a priori* des quantités :

$$w_{jj}(t) = \frac{\nu}{N} q_j(1 - q_j) = \frac{\nu}{N}(q_j - q_j^2)$$

et de remarquer que la moyenne *a priori* de la quantité $q_j(t)$ est $\overline{q_j}(t)$ alors celle de q_j^2 est $[\overline{q_j(t)}]^2 + \overline{[q_j - \overline{q_j(t)}]^2} = [\overline{q_j}]^2 + v_{jj}(t)$ pour en déduire que le dernier terme de (4) est la matrice *diagonale* $W(t)$ d'éléments :

$$w_j(t) = \overline{w_{jj}(t)} = \frac{\nu}{N}[\overline{q} - \overline{q}_j^2 - v_{jj}(t)]$$

dans laquelle le second membre, quoique dépendant de $v_{jj}(t)$ ne crée aucune difficulté asymptotique : $v_{jj}(t)$ tend d'après le théorème de Kryloff-Doeblin sur les processus de Markoff permanents et homogènes dans le temps vers une limite — que nous noterons en bref v_{jj} — lorsque $t \to +\infty$. Comme $\overline{q_j}(t)$ tend, d'après ce que nous avons établi, vers la limite C, nous aurons souvent dans ce qui suit à remplacer $w_j(t)$ pour sa limite $w_j(+\infty)$ que nous noterons en bref w_j et qui est la constante :

$$(5) \qquad w_j = \frac{\nu}{N}(C - C^2 - v_{jj}).$$

La matrice diagonale d'éléments w_j sera alors une matrice *constante* W (qui se réduira même à une matrice scalaire dans le cas où les variances asymptotiques v_{jj} sont indépendantes du numéro j du groupe correspondant : c'est ce que nous supposerons dans toutes les applications).

La résolution de l'équation matricielle (4) peut se faire par diagonalisation en posant à nouveau $L = USU^{-1}$ d'où $L' = (U^{-1})'SU'$; il suffit de multiplier (4) *à gauche* par U^{-1} et à *droite* par $(U')^{-1}$ [qui est aussi $(U^{-1})'$] pour obtenir :

$$(4') \quad U^{-1}\frac{dV}{dt}(U')^{-1} = SU^{-1}V(U')^{-1} + U^{-1}V(U')^{-1}S - 2kU^{-1}V(U')^{-1} + U^{-1}W(U')^{-1}.$$

En prenant pour nouvelle inconnue la « matrice carrée des covariances transformées » définie par (8) :

$$Z = U^{-1}V(U')^{-1}$$

l'équation (4') se transforme en :

$$(6) \qquad \frac{dZ}{dt} = SZ + ZS - 2kZ + W_1$$

(8) On voit aisément que ce n'est autre que la « matrice des covariances » des nouvelles variables $Y_j(t)$ qui seraient définies tout comme précédemment pour les moyennes *a priori*, par $Y(t) - \overline{Y(t)} = U^{-1}[Q(t) - \overline{Q(t)}]$.

où W_1 désigne la matrice $U^{-1}W(U')^{-1}$ (dans les applications où W sera assimilée à une matrice *scalaire* $w_j I$, W_1 se réduira à $w_j(U'U)^{-1}$ et même à la matrice scalaire $w_j I$ dans le cas *particulier* où, la matrice de migration L étant *symétrique*, sa matrice modale U pourra être *choisie orthogonale* et satisfera à $U'U = I$).

Il est bon de remarquer qu'alors, V étant par définition symétrique, $Z' = U^{-1}V'(U^{-1})'$ est égale à Z, donc Z est aussi symétrique. On reviendra de Z à V par la formule :

$$V = UZU' \tag{7}$$

les v_{pj} s'exprimeront donc à partir des éléments Z_{hl} de la matrice Z pour les formules :

$$v_{pj} = \sum_{hl} u_{ph} u_{jl} z_{hl} \tag{7'}$$

et les équations (6) fournissent le système différentiel *à variables séparées* donnant les $z_{hl}(t)$:

$$\frac{dz_{hl}}{dt} = (s_h + s_l - 2k)z_{hl} + (w_1)_{hl}.$$

Les z_{hl} sont donc la somme de termes « transitoires » en $e^{(s_h+s_l-2k)t}$ (qui tendent tous vers zéro si $k > 0$ puisque les parties réelles des s_h ne sont pas positives) et d'une « solution particulière » qui est, lorsque la matrice W_1 — c'est-à-dire aussi la matrice W — est constante, le terme « stationnaire »

$$z_{hl} = \frac{(w_1)hl}{2k - s_h - s} \tag{8}$$

(7′) fournit alors les *covariances en régime asymptotique stationnaire.*

REMARQUE. — *Dans le cas particulier déjà signalé oû la matrice* W_1 *est la matrice scalaire d'éléments constants* w *définis par la formule* (5) (ce qui suppose la symétrie de L, l'orthogonalité de U et l'égalité des w_{jj}) (7′) et (8) se réduisent alors à :

$$v_{mh} = w_h \sum_g \frac{u_{mg} u_{hg}}{2k - 2s_g}. \tag{8'}$$

Extension. — Si les valeurs d'équilibre sous l'action de la mutation et de la sélection linéarisée dépendant du groupe (soit C dans le i^{eme} groupe) [9], mais que le coefficient de rappel k soit supposé le même dans tous les groupes (ce qui est admissible comme première approximation si son *ordre de grandeur* ne varie pas d'un groupe à un autre), la première formule de la page 1 devra être écrite :

$$\delta q_i = -k(q_i - C_i) + o(\delta t)$$

et l'on pourra conserver l'écriture matricielle $\delta Q = -kQ\delta t + o(\delta t)$ à condition de désigner maintenant par Q le *vecteur colonne de composantes* $q_i - C_i$.

Par contre la 2^e formule

$$\delta' q_i = \sum_j l_{ij}(q_j - q_i)\delta t + o(\delta t)$$

se traduira maintenant par

$$\delta' q_i = \sum_j l_{ij}[q_j - C_j - (q_i - C_i)]\delta t + \sum_j l_{ij}(C_j - C_i)\delta t + o(\delta t)$$

d'où :

$$\text{(M')}\qquad Q(t+\delta t) - Q(t) = -kQ\delta t + LQ\delta t + LC\delta t + \varepsilon\sqrt{\delta t} + o(\delta t)$$

C désignant le vecteur colonne (fixe) de composantes C_i.

Les moyennes *a priori* des $q_i - C_i$ c'est-à-dire les composantes de $\overline{Q}(t)$ tendent maintenant (avec les mêmes vitesses que précédemment) vers des limites *non nulles* qui sont définies par le système linéaire :

$$-k\overline{Q} + L\overline{Q} + LC = 0.$$

Ces limites se calculent d'ailleurs aisément en posant $\overline{Q} = U\overline{Y}$, car :

$$-k\overline{Y} + S\overline{Y} + SU^{-1}C = 0,$$

d'où :

$$\overline{y}_g = \frac{s_g \gamma_g}{k - s_g},$$

les γ_g étant les composantes du vecteur colonne $U^{-1}C$.

---

(9) Ceci s'appliquera ainsi au cas où les groupes « extrêmes » auront leur composition fixée par d'autres causes (immigration forcée de gènes imposés).

On en déduit, pour les *limites* des moyennes *a priori* des q_i, les valeurs :

$$\bar{q}_i = C_i + \sum_q \frac{v_{ig} s_g \gamma_{g\cdot}}{k - s_g}.$$

Dans le cas (certes rare) où ces valeurs seraient numériquement calculables, on peut remarquer qu'alors les covariances dans l'*état asymptotique stationnaire* :

$$v_{kj} = \lim_{t \to \infty} \overline{[q_k(t) - \bar{q}_k][q_j(t) - \bar{q}_i]} \text{ puisque } (\bar{q}_k(t) \to \bar{q}_k)$$

seraient encore *fournies par les formules* (4) *à* (8), à condition de désigner toujours par Q_1 le vecteur colonne de composantes $q_k(t) - \overline{q_k(t)}$ et par v_{pj} les éléments de la matrice *constante* $\lim_{t\to\infty} \overline{Q_1 Q_1'}$. Dans la pratique, on aura souvent à *corriger* ces valeurs pour tenir compte d'erreurs sur l'évaluation des moyennes $\bar{q}_i$ si l'on remplace celles-ci par une « moyenne de travail » q_0, les covariances calculées en retranchant q_0 de tous les $q_k(t)$ se déduisent de v_{kj} en lui ajoutant la moyenne μ_{jk} des produits $(\bar{q}_k - q_0)(\bar{q}_j - q_0)$ moyenne que j'ai précédemment ([10]) calculée dans un schéma simple de « microsélection aléatoire » (celui où les C_i peuvent être regardées comme des aléatoires indépendantes de moyenne commune q_0 et de variance σ_C^2).

APPLICATION A LA « MIGRATION CYCLIQUE HOMOGÈNE »

Supposons en particulier que les r groupes, d'effectifs égaux, soient disposés de façon équidistante le long d'une *courbe fermée* (cercle, par exemple) ; les r groupes seront d'abord numérotés dans l'ordre où on les rencontre en parcourant le cercle dans un sens déterminé à partir d'une origine déterminée, mais il sera analytiquement très commode de supposer dorénavant que le numéro de chaque groupe n'est défini que « modulo r » c'est-à-dire que les notations q_m, q_{m+r}, ... désignent toutes le *même paramètre*, celui qui définit la composition du m^e groupe.

De plus, les constantes l_{ij} définissant la migration seront supposées ne dépendre que de la différence $j - i = s$ (évidemment définie « modulo r »

([10]) 31e session de l'Institut International de Statistique, Bruxelles, t. 37, 1960, 3e livraison, p. 121.

près); nous dirons alors que la migration est *homogène* (dans l'espace) et nous poserons :

$$l_{h,h+p} = l(p) \qquad [\text{rappelons que } l(0) = -\sum_{p\neq 0} l(p)]$$

$l(p)$ étant une fonction donnée de l'entier p, périodique et de période r.

La « matrice de migration » L est alors une « matrice de Toeplitz » dont nous trouverons aisément les valeurs propres s_g et les vecteurs propres V_g, en traduisant l'équation $LV_g = S_gV_g$ sous la forme :

$$(\mathrm{P}) \qquad \sum_p l_{h,h+p} u_{h+p,g} = s_g u_{hg}.$$

La sommation étant étendue à r valeurs *consécutives* de p, qu'il sera commode de supposer *quelconques*, ce qui est permis du fait que $l_{h,\ h+p=l(p)}$ est de période r, mais *à condition* de supposer de plus que la composante notée $u_{h+p,\,g}$ du vecteur propre V_g a son premier indice $h+p$ qui n'est défini que « modulo r » près, c'est-à-dire qui peut prendre des valeurs entières *quelconques* (et non pas seulement les r premiers entiers) mais est *périodique* et de période r : le *vecteur propre* V_g sera donc dorénavant défini par des composantes u_{hg} *périodiques et de période* r par rapport au 1er indice h; cette condition est remplie si l'on prend $u_{hg} = (j_g)^h$, j_g *désignant l'une des racines* $r^{\text{ièmes}}$ *de l'unité*; nous allons *montrer* que l'on définit ainsi un *vecteur propre* (il y en aura autant de linéairement indépendants qu'il y a de racines $r^{\text{ièmes}}$ de l'unité : c'est-à-dire r en tout, et l'on obtiendra ainsi tous les vecteurs propres).

En effet, la formule (P) sera satisfaite par $u_{hg} = (j_g)^h$ si :

$$(\mathrm{P}') \qquad \sum_p l(p)(j_g)^p = s_g.$$

Ce qui, pour chaque choix de la racine j_g de l'unité, définit complètement [à partir de la fonction périodique donnée $l(p)$] *la valeur propre* s_g *correspondant au vecteur propre* V_g *de composantes* u_{hg} égales à

$$j_g, j_g^2, \ldots, (j_g)^h, \ldots, (j_g)^r = 1.$$

La matrice modale U est donc la matrice dont les colonnes sont les r vecteurs V_g linéairement indépendants obtenus en prenant pour j_g les r racines distinctes $j_g = e^{\frac{2ig\pi}{r}}$ correspondant à $g = 1, 2, \ldots, r$ (Le déterminant des composantes est un « déterminant de Van der Monde » qui est $\neq 0$).

D'où $u_{hg} = e^{\frac{2ihg\pi}{r}}$; et, d'après (P'), la matrice spectrale S aura pour g^e élément diagonal :

$$s_g = \sum_p l(p) e^{\frac{2ipg\pi}{r}} = - \sum_{p\neq 0} l(p)\left[1 - e^{\frac{2ipg\pi}{r}}\right] \tag{9}$$

(on vérifie immédiatement que, s'il y a effectivement migration, c'est-à-dire si $l(p)$ — qui est $\geqslant 0$ — n'est pas nul pour tous les $p \neq 0$, tous les s_g ont des parties réelles strictement négatives, sauf s_r qui est nul).

REMARQUE. — Si la migration est « symétrique », c'est-à-dire si $l(p) \equiv l(r - p)$, on a :

$$s_g = - \sum_{1\leqslant p<\frac{r}{2}} l(p)\left[2 - e^{\frac{2ipg\pi}{r}} - e^{-\frac{2ipg\pi}{r}}\right] + \underbrace{l\left(\frac{r}{2}\right)(1 - e^{ig\pi})}_{\text{seulement quand } r \text{ est pair et } g \text{ impair}}.$$

C'est-à-dire

$$s_g = -4 \sum_{1\leqslant p<\frac{r}{2}} l(p) \sin^2 \frac{pg\pi}{r} - 2l\left(\frac{r}{2}\right) \sin^2 \frac{g\pi}{2}$$

$$s_g \equiv -2 \sum_{p=1}^{p=r-1} l(p) \sin^2 \frac{pg\pi}{r}.$$

Ce qui montre que $s_{r-g} = s_g$, donc que les r valeurs propres sont alors deux à deux confondues (mais à chaque couple d'indices g et $r - g$ correspondent deux vecteurs propres V_g et V_{r-g} linéairement distincts et il est possible d'en choisir des combinaisons linéaires qui soient des vecteurs propres orthonormés rendant applicable la formule (8'). Nous allons voir qu'il n'en est plus de même dans le cas général d'une matrice de Tœplitz non symétrique, où l'on doit alors recourir à (8) et non à (8').

Si W est une matrice *scalaire* (dont les éléments non nuls w, définis par (5), sont donc par hypothèse indépendants de j et seront notés w), la matrice W_1 est le produit par w de l'inverse de la matrice U'U d'éléments

$$a_{gh} = j_g j_h \frac{1 - (j_g j_h)^r}{1 - j_g j_h}$$

qui est nul lorsque $j_g j_h \neq 1$ et égal à r lorsque $j_g j_h = 1$ c'est-à-dire lorsque $g + h$ est un multiple de r. La matrice U'U s'écrit donc (en donnant à g la suite des valeurs $-r, \ldots, -1$ et à h la suite des valeurs $1, \ldots, r$:

$$\begin{Vmatrix} 0 & 0 & \ldots & r \\ 0 & 0 & \ldots & r\,0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ r & 0 & \ldots & 0 \end{Vmatrix}$$

La matrice inverse est donc

$$(\mathrm{U'U})^{-1} = \begin{Vmatrix} 0 & 0 & \ldots & \ldots & \frac{1}{r} \\ 0 & 0 & \ldots & \ldots & 0 \\ 0 & \frac{1}{r} & \ldots & \ldots & \vdots \\ \frac{1}{r} & 0 & \ldots & \ldots & 0 \end{Vmatrix}$$

Les éléments $(w_1)gh$ de la matrice $\mathrm{W}_1 = w(\mathrm{U'U})^{-1}$ sont donc donnés par

$$(w_1)gh = \begin{cases} \frac{w}{r} \text{ lorsque } g + h \text{ est un multiple de } r, \\ 0 \text{ lorsque } g + h \text{ n'est pas multiple de } r. \end{cases}$$

La formule (8) donne alors :

$$z_{gh} = \frac{w}{r} \frac{1}{2k - s_g - s_h}$$

ou zéro suivant que $g + h$ est ou non un multiple de r.

On déduit alors de (7') les covariances stationnaires :

$$v_{pj} = \sum_{hg} u_{ph} u_{jg} z_{hg} = \frac{w}{r} \sum \frac{e^{\frac{2i\pi(ph+jg)}{r}}}{2k - s_g - s_h}$$

la sommation n'étant étendue qu'aux valeurs de g et h dont la somme est un multiple de r. On a donc d'après (9) :

$$v_{pj} = \frac{w}{r} \sum_h \frac{e^{\frac{2i\pi(p-j)h}{r}}}{2k - \sum_p l(p) \left[e^{\frac{2iph\pi}{r}} + e^{-\frac{2iph\pi}{r}} \right]} \cdot$$

Nous ferons maintenant l'approximation (justifiée si le *nombre total r de groupes est grand*) de remplacer la somme qui figure dans le 2[e] membre par une intégrale, en posant $p - j = x$, $\frac{2\pi h}{r} = \theta$, remplaçant $\frac{2\pi}{r}$ par $d\theta$ et écrivant :

$$v_{j,i+x} = \frac{w}{2\pi}\int_0^{2\pi} \frac{e^{ix\theta}}{2k - \sum_p l(p)[e^{ip\theta} + e^{-ip\theta}]} d\theta$$

ou encore, en posant $z = e^{i\theta}$ et désignant par C le cercle $|z| = 1$:

$$v_{j,j+x} = \frac{w}{2\pi i}\int_C \frac{z^{x-1}dz}{2k - \sum_p l(p)(z^p + z^{-p})}.$$

Le dénominateur de l'élément différentiel est un polynôme entier en $z + \frac{1}{z}$; les valeurs de z qui l'annulent sont donc deux à deux inverses; nous désignerons par z_j toutes celles qui sont à la fois simples et de modules < 1 (nous verrons plus loin qu'il n'y en a point du module 1); la décomposition en éléments simples de l'élément différentiel donne alors

$$(10) \qquad v_{j,j+x} = \frac{w}{2\pi i}\sum_j A_j \int_C \frac{dz}{z - z_j} = w\sum_p A_j\,;$$

A_j (résidu relatif à z_j) étant égal à la limite, quand $z \rightarrow z$, de :

$$\frac{z - z_j}{2k - \sum_p l(p)[z^p + z^{-p}]}(z_j)^{x-1}.$$

Or les racines z_j du dénominateur s'étudient en remarquant que ce sont les racines de module < 1 de l'équation :

$$(11) \qquad P(z) \equiv \sum_p l(p)[z^p + z^{-p}] = 2k$$

et que $P[1] = 0$, ce qui fournit le développement limité :

$$P(z) \equiv (z-1)\left(\frac{dP}{dz}\right)_1 + \frac{(z-1)^2}{2}\left(\frac{d^2P}{dz^2}\right)_1 + 0[(z-1)^3]$$

$$P(z) \equiv \frac{(z-1)^2}{2}\sum_p l(p)[p(p-1) - p(-p-1)] + 0[(z-1)^3]$$

$$P(z) \equiv (z-1)^2 \sum_p p^2 l(p) + 0[(z-1)^3].$$

L'équation (11) admet donc, sur le segment réel [0,1] et puisque $2k$ est très petit (ce que nous supposons), une racine et une seule (soit z_1) très voisine de 1 et satisfaisant à :

$$(z_1 - 1)^2 \sim \frac{2k}{\sum_p p^2 l(p)} = \frac{2k}{\sigma^2}.$$

En notant σ^2 la quantité $\sum_p p^2 l(p)$ [qui est la « variance de migration » par unité de temps].

z_1 n'est d'ailleurs pas forcément la seule racine non extérieure à C qui soit de module très voisin de 1. En effet, l'étude de la variation sur C de la fonction continue

$$P(z) \equiv P[e^{i\theta}] \equiv 2\Big[\sum_{p\neq 0} l(p) \cos p\theta - \sum_{p\neq 0} l(p)\Big]$$

montre que cette fonction réelle non positive peut s'annuler, non seulement pour $\theta = 0$ [ce qui, comme nous l'avons vu, correspond à la racine z_1 — infiniment voisine de 1 — de $P(z) - 2k$] mais aussi pour toute valeur de θ telle que $p\theta$ soit multiple de 2π pour tout p tel que $l(p) > 0$.

Mais cette circonstance est exclue si l'on suppose que la *migration vers une colonie adjacente est toujours possible*, c'est-à-dire que $l(1) > 0$ ou $l(-1) > 0$. Alors $z_1 = 1 - \frac{\sqrt{2k}}{\sigma}$ est la seule racine de module voisin de 1, ce qui fait que z_1^{x-1} tend vers zéro (quand l'entier x augmente) beaucoup plus lentement que les autres z_j^{x-1}; dans la formule (10), A_1 l'emporte sur les autres A_j dès que x dépasse quelques unités (et même dès que $x = 0$, en vertu de la petitesse du dénominateur de A_1 que nous allons calculer).

La partie principale de $v_{j,j+x}$ est donc :

$$wA_1 = w \frac{(z_1)^{x-1}}{-\sum_p l(p)[pz_1^{p-1} - pz_1^{-p-1}]} = \frac{wz_1^x}{-\sum_p pl(p)\left(z_1^p - \frac{1}{z_1^p}\right)}.$$

La partie principale du dénominateur est d'ailleurs, si $l(p)$ ne diffère de 0 que pour les valeurs peu élevées de p :

$$-\sum_p pl(p)\left[1 - p\frac{\sqrt{2k}}{\sigma} - 1 - p\frac{\sqrt{2k}}{\sigma}\right] = 2\sigma\sqrt{2k}$$

alors que

$$w = \nu \frac{C - C^2 - v_{jj}}{N} = \nu \frac{C - C^2 - \dfrac{w}{2\sigma\sqrt{2k}}}{N}$$

d'où les formules :

$$w = \frac{\nu(C - C^2)/N}{1 + \nu/2N\sigma\sqrt{2k}}$$

et

$$v_{j,j+x} = \frac{(C - C^2)}{1 + \dfrac{2N\sigma}{\nu}\sqrt{2k}}\left(1 - \frac{\sqrt{2k}}{\sigma}\right)^x.$$

Nous avons d'ailleurs supposé $\sqrt{2k}$ petit à σ, ce qui permet de réduire cette expression à :

$$v_{j,j+x} = \frac{C - C^2}{1 + \dfrac{2N\sigma}{\nu}\sqrt{2k}} e^{-\sqrt{2k}\frac{x}{\sigma}}$$

L'exponentielle n'est autre d'ailleurs que $\dfrac{v_{j,j+x}}{v_{j,j}}$, c'est-à-dire le « coefficient de corrélation » entre deux groupes séparés par la distance x. On voit qu'il décroît exponentiellement en fonction de la distance. Si l'on qualifie $\dfrac{x}{\sigma}$ de « distance réduite » (distance évaluée en prenant pour unité la distance quadratique moyenne parcourue par migration), on voit que cette corrélation ne s'abaisse notablement que pour des distances « réduites » de l'ordre de $\dfrac{1}{\sqrt{k}}$, c'est-à-dire de l'ordre de 100 unités si les taux de mutation et de sélection sont de l'ordre de 10^{-4} ([11]); la différentiation génétique due aux mutations est donc fortement diminuée par la migration et ne peut se manifester qu'entre des groupes situés à de grandes distances les uns des autres, donc échangeant très peu d'individus par migration.

Remarquons aussi que la variance v_{jj} de chaque groupe est d'autant plus faible que le produit $N\sigma$ est plus grand, ou que le taux ν de renouvellement des gamètes est plus faible.

(Manuscrit reçu le 21 juillet 1965).

([11]) Si les taux de sélection étaient plus élevés que les taux de mutation, la linéarisation effectuée au début de cette étude ne serait plus permise.