

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

M. GILLOIS

J. BOUFFETTE

AR. BOUFFETTE

## **Étude des populations d'effectif limité homogames, phénotypiques et panmictiques**

*Annales de l'I. H. P., section B*, tome 5, n° 1 (1969), p. 69-86

[http://www.numdam.org/item?id=AIHPB\\_1969\\_\\_5\\_1\\_69\\_0](http://www.numdam.org/item?id=AIHPB_1969__5_1_69_0)

© Gauthier-Villars, 1969, 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 des populations d'effectif limité homogames, phénotypiques et panmictiques

par

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

SOMMAIRE. — Le présent travail a pour objet l'étude de l'évolution des coefficients de contrainte généralisés et de mettre en évidence les différentes probabilités de la classe d'isoaction (A) conditionnées par les situations de contrainte d'ordre 2 de rang 2 et celles d'ordre 2 de rang 1 pour des populations d'effectif limité homogames, phénotypiques et panmictiques.

Soit une population formée de zygotes diploïdes d'effectif limité, supposé constant, comprenant  $N_1$  mâles et  $N_2$  femelles. Pour un zygote pris au hasard dans l'ensemble des zygotes de la génération  $n$ , les probabilités *a priori* d'avoir les génotypes [AA], [Aa], [aa] sont :

$$\begin{aligned}\text{Pr [AA]} &= F1_n \cdot p_{1,n} + F3_n \cdot p_{3,n}^2 \\ \text{Pr [Aa]} &= F2_n + F3_n \cdot 2p_{3,n} \cdot q_{3,n} \\ \text{Pr [aa]} &= F1_n \cdot q_{1,n} + F3_n \cdot q_{3,n}^2\end{aligned}$$

$F1_n, F2_n, F3_n$  désignent les coefficients de contrainte zygotiques (M. Gillois [1]).

$\frac{1}{2}, p_{3,n}$  sont les probabilités *a priori* supposées indépendantes du

(\*) 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.

sexe, de la classe d'isoaction (A) conditionnées par les situations de contrainte d'ordre 2, de rang 1.

Nous appellerons « *coefficients de contrainte zygotiques généralisés* » :

$$\begin{array}{ll} T1_n = F1_n \cdot p_{1,n} & T4_n = F3_n \cdot p_{3,n}^2 \\ T2_n = F1_n \cdot q_{1,n} & T5_n = 2 F3_n \cdot p_{3,n} \cdot q_{3,n} \\ T3_n = F2_n & T6_n = F3_n \cdot q_{3,n}^2 \end{array}$$

et nous considérons ces 6 probabilités *a priori* comme celles de six génotypes généralisés (M. Gillois [2]).

De même, si  $\phi_{1_n}$ ,  $\phi_{2_n}$ ,  $\phi_{3_n}$  sont les coefficients de contrainte parentaux [1] et  $p'_{1,n}$ ,  $\frac{1}{2}$ ,  $p'_{3,n}$  les probabilités de la classe d'isoaction (A) conditionnées par les situations de contrainte d'ordre 2, de rang 2, nous appellerons *coefficients de contrainte parentaux généralisés* :

$$\begin{array}{ll} S1_n = \phi_{1_n} \cdot p'_{1,n} & S4_n = \phi_{3_n} \cdot p'_{3,n} \\ S2_n = \phi_{1_n} \cdot q'_{1,n} & S5_n = 2 \phi_{3_n} \cdot p'_{3,n} \cdot q'_{3,n} \\ S3_n = \phi_{2_n} & S6_n = \phi_{3_n} \cdot q'_{3,n}^2 \end{array}$$

Soit  $\lambda$ , *supposé constant* pour une population donnée, la probabilité *a priori* d'un appariement homogame, les zygotes s'accouplant ayant le même phénotype.

On distingue deux phénotypes :

— un zygote est de phénotype « A » s'il présente l'un ou l'autre des génotypes AA et Aa,

— il est de phénotype « a » s'il a le génotype aa,

$(1 - \lambda)$  est alors la probabilité *a priori* d'un accouplement panmictique. En absence de mutation, deux gènes homologues d'un zygote H de la génération  $(n + 1)$  sont isocontraints et appartiennent à la classe d'isoaction (A) :

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement homogame, alors la probabilité conditionnée est :

$$(T1_n + T3_n + T4_n + T5_n) \left( \frac{T1_n + \frac{1}{2} T3_n + T4_n + \frac{1}{2} T5_n}{T1_n + T3_n + T4_n + T5_n} \right)^2$$

$T1_n + T3_n + T4_n + T5_n$  étant la probabilité (conditionnée par l'appariement homogame) pour que les deux parents de H soient du phénotype « A »,

$$\frac{T1_n + \frac{1}{2}T3_n + T4_n + \frac{1}{2}T5_n}{T1_n + T3_n + T4_n + T5_n}$$
 désignant la probabilité pour qu'un gamète porte un gène appartenant à la classe d'isoaction (A) sachant que le géniteur est de phénotype « A » ;

— soit parce que ce zygote est issu d'un appariement panmictique, alors la probabilité conditionnée est  $S1_n$ , d'où

$$T1_{n+1} = \lambda \cdot \frac{\left(T1_n + \frac{1}{2}T3_n + T4_n + \frac{1}{2}T5_n\right)^2}{T1_n + T3_n + T4_n + T5_n} + (1 - \lambda) \cdot S1_n.$$

Par un raisonnement analogue, on établit les équations de récurrence suivantes :

$$T2_{n+1} = \lambda \left[ T2_n + T6_n + \frac{\left(\frac{1}{2}T3_n + \frac{1}{3}T5_n\right)^2}{T1_n + T3_n + T4_n + T5_n} \right] + (1 - \lambda) \cdot S2_n$$

$$T3_{n+1} = \lambda \frac{2\left(T1_n + \frac{1}{2}T3_n + T4_n + \frac{1}{2}T5_n\right)\left(\frac{1}{2}T3_n + \frac{1}{2}T5_n\right)}{T1_n + T3_n + T4_n + T5_n} + (1 - \lambda)S3_n$$

$$T4_{n+1} = (1 - \lambda)S4_n$$

$$T5_{n+1} = (1 - \lambda)S5_n$$

$$T6_{n+1} = (1 - \lambda)S6_n$$

Les équations régissant les  $S_{i_{n+1}}$ , ( $i = 1, \dots, 6$ ) restent inchangées quel que soit le mode d'appariement étudié, donc on a :

$$S1_{n+1} = \frac{1}{2N} \left[ T1_n + T4_n + \frac{1}{2}T3_n + \frac{1}{2}T5_n \right] + \frac{1}{2N} T1_n + \left(1 - \frac{1}{N}\right) S1_n$$

$$S2_{n+1} = \frac{1}{2N} \left[ T2_n + T6_n + \frac{1}{2}T3_n + \frac{1}{2}T5_n \right] + \frac{1}{2N} T2_n + \left(1 - \frac{1}{N}\right) S2_n$$

$$S3_{n+1} = \frac{1}{2N} T3_n + \left(1 - \frac{1}{N}\right) S3_n$$

$$S4_{n+1} = \frac{1}{2N} T4_n + \left(1 - \frac{1}{N}\right) S4_n$$

$$S5_{n+1} = \frac{1}{2N} T5_n + \left(1 - \frac{1}{N}\right) S5_n$$

$$S6_{n+1} = \frac{1}{2N} T6_n + \left(1 - \frac{1}{N}\right) S6_n$$

Dans ces équations,  $N$  est l'effectif génique défini par la relation

$$\frac{1}{N} = \frac{1}{4} \left( \frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} \right)$$

Ce système d'équations aux différences finies décrivant l'évolution de la population est non linéaire.

Nous nous bornerons, dans le cas général, d'abord à l'étude de la probabilité *a priori*  $\check{p}(n)$  pour qu'un gène pris dans un zygote de la génération  $n$ , appartienne à la classe d'isoaction (A); puis, à celles de l'évolution de  $F3_n, \phi3_n, p_{3,n}$  et  $p'_{3,n}$ .

On a :

$$\check{p}(n) = T1_n + \frac{1}{2} T3_n + T4_n + \frac{1}{2} T5_n$$

et

$$\check{p}'(n) = S1_n + \frac{1}{2} S3_n + S4_n + \frac{1}{2} S5_n$$

$\check{p}(n)$  et  $\check{p}'(n)$  vérifient le système linéaire et homogène :

$$\begin{aligned} \check{p}(n+1) &= \lambda \check{p}(n) + (1-\lambda) \cdot \check{p}'(n) \\ \check{p}'(n+1) &= \frac{1}{N} \check{p}(n) + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \cdot \check{p}'(n) \end{aligned}$$

qui admet pour solution :

$$\begin{aligned} \check{p}(n) &= k_1 + k_2 \left( \lambda - \frac{1}{N} \right)^n \\ \check{p}'(n) &= k'_1 + k'_2 \left( \lambda - \frac{1}{N} \right)^n \end{aligned}$$

où  $k_1, k_2, k'_1, k'_2$  sont des constantes dépendant des conditions à l'origine :

$$\begin{aligned} k_1 = k'_1 &= \frac{1}{1 - \lambda + \frac{1}{N}} \left[ \frac{1}{N} \check{p}(0) + (1 - \lambda) \check{p}'(0) \right] \\ k_2 = k'_2 + [\check{p}(0) - \check{p}'(0)] &= \frac{1}{1 - \lambda + \frac{1}{N}} \cdot (1 - \lambda) \cdot [\check{p}(0) - \check{p}'(0)] \end{aligned}$$

Lorsque le nombre de générations augmente, les probabilités  $\check{p}(n)$  et  $\check{p}'(n)$  tendent vers la même limite  $k_1$ . C'est seulement lorsque  $\check{p}(0) = \check{p}'(0)$ , que les probabilités  $\check{p}(n)$  et  $\check{p}'(n)$  restent constamment égales à leur valeur à l'origine.

Pour une homogamie *phénotypique stricte* ( $\lambda = 1$ ), la probabilité pour qu'un gène pris dans un zygote quelconque appartienne à la classe d'isoaction (A) est toujours constante et égale à  $\check{p}(0)$ . Par contre,  $\check{p}'(n)$  tend asymptotiquement seulement vers  $\check{p}(0)$ , si  $\check{p}'(0)$  diffère de  $\check{p}(0)$  car on a :

$$\check{p}'(n) = \check{p}(0) - [\check{p}(0) - \check{p}'(0)] \left(1 - \frac{1}{N}\right)^n$$

Pour une population *panmictique* ( $\lambda = 0$ ),  $\check{p}(n)$  et  $\check{p}'(n)$  varient d'une génération à l'autre quand  $\check{p}(0)$  n'est pas égal à  $\check{p}'(0)$ . Elles tendent vers la même limite :

$$\frac{\check{p}(0) + N\check{p}'(0)}{N + 1}$$

Étudions, pour  $\lambda$  quelconque, l'évolution des coefficients de contrainte  $F3_n$  et  $\phi3_n$ .

$$\begin{aligned} F3_n &= T4_n + T5_n + T6_n \\ \phi3_n &= S4_n + S5_n + S6_n \end{aligned}$$

Ils satisfont au système linéaire et homogène :

$$\begin{aligned} F3_{n+1} &= (1 - \lambda)\phi3_n \\ \phi3_{n+1} &= \frac{1}{2N}F3_n + \left(1 - \frac{1}{N}\right)\phi3_n \end{aligned}$$

qui a pour solution :

$$\begin{aligned} F3_n &= k_3 r_1^n + k_4 r_2^n \\ \phi3_n &= k'_3 r_1^n + k'_4 r_2^n \end{aligned}$$

avec :

$$\begin{aligned} r_1 &= \frac{1}{2} \left[ 1 - \frac{1}{N} + \sqrt{\left(1 - \frac{1}{N}\right)^2 + \frac{2(1 - \lambda)}{N}} \right] \\ r_2 &= \frac{1}{2} \left[ 1 - \frac{1}{N} - \sqrt{\left(1 - \frac{1}{N}\right)^2 + \frac{2}{N}(1 - \lambda)} \right] \end{aligned}$$

et

$$k_3 = \frac{r_2 \cdot F3_0 - (1 - \lambda)\phi3_0}{r_2 - r_1}; \quad k'_3 = \frac{k_3 r_1}{1 - \lambda}$$

$$k_4 = \frac{(1 - \lambda) \cdot \phi3_0 - r_1 \cdot F3_0}{r_2 - r_1}; \quad k'_4 = \frac{k_4 r_2}{1 - \lambda}$$

Pour  $\lambda$  différent de 1, les racines  $r_1$  et  $r_2$  sont, en valeur absolue, inférieures à 1. Par suite,  $F3_n$  et  $\phi3_n$  tendent asymptotiquement vers zéro.

Pour une homogamie *phénotypique stricte* ( $\lambda = 1$ ),  $r_2$  et  $k_3$  sont nuls quelles que soient les valeurs initiales  $F3_0$  et  $\phi3_0$ . Par suite, dès que  $n \geq 1$ ,  $F3_n$  est nul et :

$$\phi3_n = \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{n-1} \cdot \phi3_1$$

avec

$$\phi3_1 = \frac{1}{2N} F3_0 + \left(1 - \frac{1}{N}\right) \cdot \phi3_0$$

donc  $\phi3_n$  tend vers zéro lorsque  $n$  augmente.

*Que la population soit homogamique phénotypique ou panmictique, à l'équilibre, tous les zygotes ont leurs gènes homologues contraints.*

Étudions l'évolution des probabilités de la classe d'isoaction (A) dans le cas de non-contrainte.

On a :

$$p_{3,n} = \frac{2 T4_n + T5_n}{2 F3_n}; \quad p'_{3,n} = \frac{2 S4_n + S5_n}{2 \phi3_n}$$

$$2 T4_{n+1} + T5_{n+1} = (1 - \lambda)(2 S4_n + S5_n)$$

$$2 S4_{n+1} + S5_{n+1} = \frac{1}{2N}(2 T4_n + T5_n) + \left(1 - \frac{1}{N}\right)(2 S4_n + S5_n)$$

Ce système linéaire et homogène admet les mêmes racines  $r_1$  et  $r_2$  que le système précédemment étudié :

$$2 T4_n + T5_n = k_5 r_1^n + k_6 r_2^n$$

$$2 S4_n + S5_n = k'_5 r_1^n + k'_6 r_2^n$$

avec

$$k_5 = \frac{r_2(2 T4_0 + T5_0) - (1 - \lambda)[2 S4_0 + S5_0]}{r_2 - r_1} = \frac{2[r_2 p_{3,0} F3_0 - (1 - \lambda) p'_{3,0} \phi3_0]}{r_2 - r_1}$$

$$k_6 = \frac{(1 - \lambda)(2 S4_0 + S5_0) - r_1(2 T4_0 + T5_0)}{r_2 - r_1} = \frac{2[(1 - \lambda) p'_{3,0} \phi3_0 - r_1 p_{3,0} F3_0]}{r_2 - r_1}$$

$$k'_5 = \frac{k_5 \cdot r_1}{1 - \lambda}$$

$$k'_6 = \frac{k_6 \cdot r_2}{1 - \lambda}$$

d'où :

$$p_{3,n} = \frac{[r_2 \cdot p_{3,0} \cdot F3_0 - (1 - \lambda)p'_{3,0}\phi 3_0]r_1^n + [(1 - \lambda)p'_{3,0}\phi 3_0 - r_1 \cdot p_{3,0} \cdot F3_0]r_2^n}{[r_2 F3_0 - (1 - \lambda)\phi 3_0]r_1^n + [(1 - \lambda)\phi 3_0 - r_1 F3_0]r_2^n}$$

et

$$p'_{3,n} = p_{3,n+1}$$

Pour  $\lambda$  différent de 1, on a :

- $p_{3,n} = p_{3,0}$  si  $\phi 3_0 = 0$
- $p_{3,n} = p'_{3,0} = p'_{3,0}$  si  $F3_0 = 0$
- $p_{3,n} = p_{3,0} = p'_{3,0}$  quels que soient  $\phi 3_0$  et  $F3_0$ .

Dans une population homogame *phénotypique stricte*,  $p_{3,n}$  est constamment égal à sa valeur initiale.

Le système aux différences finies régissant les coefficients de contrainte généralisés est non linéaire. Il peut être cependant résolu complètement dans le cas de l'homogamie stricte et de la panmixie.

Les trois tableaux joints à cet article donnent l'évolution au cours des 15 premières générations des coefficients de contrainte généralisés dans le cas particulier où :  $N_1 = 2$  ;  $N_2 = 5$  ;  $\lambda = 0,1$  et sous différentes valeurs initiales données à ces coefficients.

### Homogamie phénotypique stricte.

Pour  $\lambda = 1$ , le système s'écrit :

$$T1_{n+1} = \frac{\left(T1_n + \frac{1}{2}T3_n + T4_n + \frac{1}{2}T5_n\right)^2}{T1_n + T3_n + T4_n + T5_n}$$

$$T2_{n+1} = T2_n + T6_n + \frac{\left(\frac{1}{2}T3_n + \frac{1}{2}T5_n\right)^2}{T1_n + T3_n + T4_n + T5_n}$$

$$T3_{n+1} = 2 \frac{\left(T1_n + \frac{1}{2}T3_n + T4_n + \frac{1}{2}T5_n\right)\left(\frac{1}{2}T3_n + \frac{1}{2}T5_n\right)}{T1_n + T3_n + T4_n + T5_n}$$

$$T4_{n+1} = T5_{n+1} = T6_{n+1} = 0$$



Les équations donnant les  $S_{j,n}$  ( $j = 1, \dots, 6$ ) restent inchangées. Remarquons déjà que le coefficient de contrainte généralisé  $T2_n$  est une fonction croissante de  $n$ . Il y a donc *augmentation des zygotes iso-contraints (aa)*.

On a :

$$T1_n + \frac{1}{2} T3_n = \check{p}(0)$$

$$T2_n + \frac{1}{2} T3_n = 1 - \check{p}(0)$$

par suite :

$$T3_{n+1} = \frac{2 \left( T1_n + \frac{1}{2} T3_n \right) T3_n}{2 \left( T1_n + \frac{1}{2} T3_n \right) + T3_n} = \frac{2\check{p}(0) \cdot T3_n}{2\check{p}(0) + T3_n}$$

ou encore

$$\frac{1}{T3_{n+1}} = \frac{1}{T3_n} + \frac{1}{2\check{p}(0)}$$

d'où

$$T3_{n+1} = \frac{2\check{p}(0) \cdot T3_1}{2\check{p}(0) + n \cdot T3_1}$$

On en déduit :

$$T1_{n+1} = \check{p}(0) - \frac{\check{p}(0) \cdot T3_1}{2\check{p}(0) + nT3_1}$$

$$T2_{n+1} = 1 - \check{p}(0) - \frac{\check{p}(0) \cdot T3_1}{2\check{p}(0) + nT2_1}$$

Asymptotiquement, la probabilité qu'un zygote isocontraint soit (AA) tend vers la probabilité  $\check{p}(0)$  pour qu'un gène quelconque de la génération origine appartienne à la classe d'isoaction (A). La probabilité qu'un zygote isocontraint soit (aa) tend vers  $\check{q}(0) = 1 - \check{p}(0)$ . Il y a disparition des zygotes hétérocontraints.

On obtient pour les  $S_{j,n+1}$  ( $j = 1, \dots, 6$ ), les équations suivantes :

$$S_{1_{n+1}} - \left(1 - \frac{1}{N}\right) S_{1_n} = \frac{\check{p}(0)}{2N} \left[ 2 - \frac{T_{3_1}}{2\check{p}(0) + (n-1)T_{3_1}} \right]$$

$$S_{2_{n+1}} - \left(1 - \frac{1}{N}\right) S_{2_n} = \frac{1}{2N} \left[ 2\check{q}(0) - \frac{\check{p}(0)T_{3_1}}{2\check{p}(0) + (n-1)T_{3_1}} \right]$$

$$S_{3_{n+1}} - \left(1 - \frac{1}{N}\right) S_{3_n} = \frac{1}{N} \cdot \frac{\check{p}(0) \cdot T_{3_1}}{2\check{p}(0) + (n-1)T_{3_1}}$$

$$S_{4_{n+1}} - \left(1 - \frac{1}{N}\right) S_{4_n} = 0$$

$$S_{5_{n+1}} - \left(1 - \frac{1}{N}\right) S_{5_n} = 0$$

$$S_{6_{n+1}} - \left(1 - \frac{1}{N}\right) S_{6_n} = 0$$

Les solutions sont :

$$S_{1_{n+1}} = \left(1 - \frac{1}{N}\right)^n S_{1_1} + \check{p}(0) \left[ 1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^n \right] - \frac{\check{p}(0)T_{3_1}}{2N} \sum_{k=1}^n \frac{\left(1 - \frac{1}{N}\right)^{k-1}}{2\check{p}(0) + (n-k)T_{3_1}}$$

$$S_{2_{n+1}} = \left(1 - \frac{1}{N}\right)^n S_{2_1} + \check{q}(0) \left[ 1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^n \right] - \frac{\check{p}(0)T_{3_1}}{2N} \sum_{k=1}^n \frac{\left(1 - \frac{1}{N}\right)^{k-1}}{2\check{p}(0) + (n-k)T_{3_1}}$$

$$S_{3_{n+1}} = \left(1 - \frac{1}{N}\right)^n S_{3_1} + \frac{\check{p}(0)T_{3_1}}{N} \sum_{k=1}^n \frac{\left(1 - \frac{1}{N}\right)^{k-1}}{2\check{p}(0) + (n-k)T_{3_1}}$$

$$S_{4_{n+1}} = \left(1 - \frac{1}{N}\right)^n S_{4_1}$$

$$S_{5_{n+1}} = \left(1 - \frac{1}{N}\right)^n S_{5_1}$$

$$S_{6_{n+1}} = \left(1 - \frac{1}{N}\right)^n \cdot S_{6_1}$$

La probabilité conditionnelle  $p_{1,n}$  varie au cours du temps car,

$$p_{1,n} = \frac{T1_n}{T1_n + T2_n} = \check{p}(0) \frac{2\check{p}(0) + (n-2)T3_1}{2\check{p}(0)[1 - T3_1] + (n-1)T3_1}$$

et lorsque le nombre de générations augmente,  $p_{1,n}$  tend vers  $\check{p}(0)$ .

Si  $\check{p}(0)$  est supérieur à  $\frac{1}{2}$ , le rapport  $\frac{p_{1,n}}{\check{p}(0)}$  est supérieur à un, alors  $p_{1,n}$  décroît vers  $\check{p}(0)$ . L'augmentation des zygotes isocontraints [AA] est donc plus lente que celle des zygotes isocontraints [aa].

Si  $\frac{p_{1,n}}{\check{p}(0)}$  est inférieur à un, dans ce cas,  $\check{p}(0)$  est inférieur à  $\frac{1}{2}$ , alors  $p_{1,n}$  croît vers  $\check{p}(0)$  : l'augmentation des zygotes isocontraints [AA] est plus rapide que celle des zygotes isocontraints [aa].

Si  $\check{p}(0)$  est égal à  $\frac{1}{2}$ , alors  $p_{1,n}$  est constant et égal à  $\frac{1}{2}$ .

Enfin, remarquons que la population tend vers une population composée de zygotes isocontraints car :

$$F1_{n+1} = 1 - \frac{2\check{p}(0) \cdot T3_1}{2\check{p}(0) + nT3_1}$$

tend vers 1,

$$F2_{n+1} = T3_{n+1} \quad \text{et} \quad F3_{n+1} = T4_{n+1} + T5_{n+1} + T6_{n+1}$$

tendent vers zéro.

Dans le cas où la population d'origine est composée uniquement d'individus non contraints :

$$\begin{aligned} T1_0 &= T2_0 = T3_0 = 0 \\ T4_0 &= p_{3,0}^2 & T5_0 &= 2p_{3,0} \cdot q_{3,0} & T6_0 &= q_{3,0}^2 \end{aligned}$$

On a alors le résultat connu [3], [5], puisque  $T5_n = 0$  :

$$T3_n = \Pr [Aa]_n = \frac{2p_{3,0}q_{3,0}}{1 + nq_{3,0}}$$

ainsi que les résultats suivants puisque  $T4_n$  et  $T6_n$  sont nuls :

$$T1_n = \Pr [AA]_n = p_{3,0} \times \frac{1 + (n - 1)q_{3,0}}{1 + nq_{3,0}}$$

$$T2_n = \Pr [aa]_n = q_{3,0}^2 \times \frac{n + 1}{1 + nq_{3,0}}$$

**Panmixie**

Pour  $\lambda = 0$ , le système se réduit à :

$$T_{j,n+1} = S_{j,n} \quad (j = 1, 2, \dots, n)$$

et les équations donnant les  $S_{j,n+1}$  ( $j = 1, 2, \dots, n$ ) restent inchangées. Il est linéaire. Sa résolution ne présente pas de difficultés. On obtient :

$$T_{j,n} = S_{j,n-1} = a_j \cdot r_1^n + b_j \cdot r_2^n \quad (j = 3, 4, 5, 6)$$

avec

$$r_1 = \frac{1}{2} \left[ 1 - \frac{1}{N} + \sqrt{1 + \frac{1}{N^2}} \right]$$

$$r_2 = \frac{1}{2} \left[ 1 - \frac{1}{N} - \sqrt{1 + \frac{1}{N^2}} \right]$$

$$a_j = \frac{S_{j,0} - T_{j,0} \cdot r_2}{r_1 - r_2}$$

$$b_j = \frac{r_1 \cdot T_{j,0} - S_{j,0}}{r_1 - r_2}$$

$$T1_n = k_1 + b_1 \left( -\frac{1}{N} \right)^n + c_1 r_1^n + c_2 r_2^n = S1_{n-1}$$

avec

$$k_1 = \frac{1}{N+1} \left[ \left( T1_0 + \frac{1}{2} T3_0 + T4_0 + \frac{1}{2} T5_0 \right) + N \left( S1_0 + \frac{1}{2} S3_0 + S4_0 + \frac{1}{2} S5_0 \right) \right]$$

$$b_1 = \frac{N}{N+1} \left[ \left( T1_0 + \frac{1}{2} T3_0 + T4_0 + \frac{1}{2} T5_0 \right) - \left( S1_0 + \frac{1}{2} S3_0 + S4_0 + \frac{1}{2} S5_0 \right) \right]$$

$$c_1 = \frac{1}{r_1 - r_2} = \left[ \left( \frac{1}{2} T3_0 + T4_0 + \frac{1}{2} T5_0 \right) r_2 - \left( \frac{1}{2} S3_0 + S4_0 + \frac{1}{2} S5_0 \right) \right]$$

$$c_2 = \frac{1}{r_1 - r_2} \left[ \left( \frac{1}{2} S3_0 + S4_0 + \frac{1}{2} S5_0 \right) - \left( \frac{1}{2} T3_0 + T4_0 + \frac{1}{2} T5_0 \right) r_1 \right]$$

$$T2_n = a_2 + b_2 \left( -\frac{1}{N} \right)^n + c_3 r_1^n + c_4 r_2^n = S2_{n-1}$$

avec :

$$a_2 = \frac{1}{N+1} \left[ \left( T2_0 + \frac{1}{2} T3_0 + \frac{1}{2} T5_0 + T6_0 \right) + N \left( S2_0 + \frac{1}{2} S3_0 + \frac{1}{2} S5_0 + S6_0 \right) \right]$$

$$b_2 = \frac{N}{N+1} \left[ \left( T2_0 + \frac{1}{2} T3_0 + \frac{1}{2} T5_0 + T6_0 \right) - \left( S2_0 + \frac{1}{2} S3_0 + \frac{1}{2} S5_0 + S6_0 \right) \right]$$

$$c_3 = \frac{1}{r_1 - r_2} \left[ \left( \frac{1}{2} T3_0 + \frac{1}{2} T5_0 + T6_0 \right) r_2 - \left( \frac{1}{2} S3_0 + \frac{1}{2} S5_0 + S6_0 \right) \right]$$

$$c_4 = \frac{1}{r_1 - r_2} \left[ \left( \frac{1}{2} S3_0 + \frac{1}{2} S5_0 + S6_0 \right) - \left( \frac{1}{2} T3_0 + \frac{1}{2} T5_0 + T6_0 \right) r_1 \right]$$

Asymptotiquement,  $T1_n$  tend vers  $k_1$ ,  $T2_n$  vers  $a_2$ ,  $T3_n$ ,  $T4_n$ ,  $T5_n$ ,  $T6_n$  tendent vers zéro : les zygotes hétérocontraints et non contraints disparaissent. Les zygotes isocontraints [AA] et [aa] sont respectivement dans les proportions  $k_1$  et  $a_2$ .  $k_1$  est la moyenne pondérée de  $\bar{p}(0)$  et  $\bar{q}'(0)$  affectés respectivement de 1 et N ; de même,  $a_2$  est la moyenne pondérée de  $\bar{q}(0)$  et  $\bar{q}'(0)$  affectés respectivement de 1 et N.

La probabilité conditionnelle  $p_{1,n}$  a pour expression :

$$p_{1,n} = \frac{k_1 + b_1 \left( -\frac{1}{N} \right)^n + c_1 r_1^n + c_2 r_2^n}{1 + (c_1 + c_3) r_1^n + (c_2 + c_4) r_2^n}$$

Par suite, lorsque  $n$  augmente, on a :

$$p_{1,n} \xrightarrow{n \rightarrow \infty} k_1 = \frac{\check{p}(0) + N\check{p}'(0)}{N + 1}$$

Dans une population panmictique d'effectif limité et constant, en absence de mutation, la probabilité conditionnelle  $p_{1,n}$  varie, en général, au cours des générations et est distincte de la probabilité conditionnelle  $p_{3,n}$ .

Cependant si l'on considère une population d'origine formée d'individus non contraints et telle que  $p_{3,0} = p'_{3,0}$ , alors  $p_{1,m}$  comme  $p_{3,m}$  reste constant et égal à  $p_{3,0}$ .

$$p_{1,n} = p_{3,n} = p_{3,0} = p'_{3,0} = p$$

C'est dans ces conditions que de nombreux problèmes de génétique ont été traités [6].

Il en est de même lorsque la population d'origine ne contient pas de gènes hétérocontraints et que

$$p_{1,0} = p_{3,0} = p'_{1,0} = p'_{3,0} = p.$$

Nous retrouvons ici les conditions utilisées pour résoudre certains problèmes à l'aide de la relation d'identité [4].

### CONCLUSION

L'introduction des coefficients de contrainte généralisés a permis d'étudier complètement l'évolution d'une population homogame phénotypique stricte et d'une population panmictique. De plus, elle montre que les probabilités conditionnelles  $p_{1,m}$ ,  $p'_{1,n}$ ;  $p_{3,m}$ ,  $p'_{3,m}$  traditionnellement égales, ne le sont que dans certains cas particuliers. Il est en effet possible de définir des populations dans lesquelles il n'en est pas ainsi. Par exemple, dans une population origine de 4 individus, telle que  $F3_0 = \phi3_0 = 0$ ; comprenant deux [AA] isocontraints, un [aa] isocontraint et un [Aa] hétérocontraint, on a :

$$p_{1,0} = \frac{2}{3} \quad \text{et} \quad p'_{1,0} = \frac{4}{5}$$

$\lambda = 0$	Cas général	$p_{3,n}$	$p_{3,n}$	$p_{1,n} \rightarrow k_1$	$p_{1,n}$	$p_{3,n}$	$p_{1,n} \rightarrow k_1$	$\check{p}(n)$	$\check{p}(n)$	$\check{p}(n)$	
		$\check{p}(0) = \check{p}'(0)$	$p_{3,n+1}$	$p_{3,n+1}$	$p_{1,n+1} \rightarrow k_1$	$p_{1,n+1} \rightarrow \check{p}(0)$	$p_{3,n+1}$	$p_{1,n+1} \rightarrow k_1$	$\check{p}(n+1) \rightarrow k_1$	$\check{p}(n+1) \rightarrow k_1$	$\check{p}(n+1) \rightarrow k_1$
	$\phi_{3,0} = 0$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$\check{p}(n) \rightarrow p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$\check{p}(n+1) \rightarrow p_{3,0}$
		$\check{p}'(0)$	$p_{3,0}$								
		$F_{3,0} = 0$	$p_{3,0}$								
		$p_{3,0} = \check{p}'_{3,0}$	$p_{3,0}$								
	$F_{2,0} = \phi_{2,0} = 0$ $p_{1,0} = p_{3,0} = \check{p}'_{1,0} = \check{p}'_{3,0}$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$
		Cas général	$p_{3,n}$	$p_{3,n+1}$			$p_{3,n+1}$	$\check{p}(n) \rightarrow k_1$	$\check{p}(n) \rightarrow k_1$	$\check{p}(n) \rightarrow k_1$	$\check{p}(n) \rightarrow k_1$
	$0 < \lambda < 1$	$\phi_{3,0} = 0$	$p_{3,n}$	$p_{3,n+1}$			$p_{3,n+1}$	$\check{p}(0)$	$\check{p}(0)$	$\check{p}(0)$	$\check{p}(0)$
			$\check{p}(0) = \check{p}'(0)$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$			$p_{3,0}$	$\check{p}(n) \rightarrow k_1$	$\check{p}(n) \rightarrow k_1$	$\check{p}(n) \rightarrow k_1$
$F_{3,0} = 0$			$p_{3,0}$	$p_{3,0}$			$p_{3,0}$	$\check{p}(n) \rightarrow k_1$	$\check{p}(n) \rightarrow k_1$	$\check{p}(n) \rightarrow k_1$	$\check{p}(n) \rightarrow k_1$
$p_{3,0} = \check{p}'_{3,0}$			$p_{3,0}$	$p_{3,0}$			$p_{3,0}$	$\check{p}(n) \rightarrow k_1$	$\check{p}(n) \rightarrow k_1$	$\check{p}(n) \rightarrow k_1$	$\check{p}(n) \rightarrow k_1$
Cas général			$p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$p_{1,n} \rightarrow \check{p}(0)$	$p_{1,n}$	$p_{3,0}$	$\check{p}(0)$	$\check{p}(n) \rightarrow \check{p}(0)$	$\check{p}(0)$	$\check{p}(0) \rightarrow \check{p}(0)$
$\lambda = 1$	$\check{p}(0) = \check{p}'(0)$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$p_{1,n} \rightarrow \check{p}(0)$	$p_{1,n}$	$p_{3,0}$	$\check{p}(0)$	$\check{p}(0)$	$\check{p}(0)$	$\check{p}(0) \rightarrow \check{p}(0)$	
		$\check{p}(0) > \frac{1}{2}$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$p_{1,n} \succ \check{p}(0)$	$p_{1,n}$	$p_{3,0}$	$\check{p}(0)$	$\check{p}(0)$	$\check{p}(0) \rightarrow \check{p}(0)$	
		$\check{p}(0) = \frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\check{p}(n) \rightarrow \frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
		$\check{p}(0) < \frac{1}{2}$	$p_{3,0}$	$p_{3,0}$	$p_{1,n} \prec \check{p}(0)$	$p_{1,n}$	$p_{3,0}$	$\check{p}(0)$	$\check{p}(0)$	$\check{p}(0)$	$\check{p}(n) \rightarrow \check{p}(0)$

TABLEAU I  
 $N_1 = 2$        $N_2 = 5$        $\lambda = 0,1$

$n$	$T_{1,n}$	$T_{2,n}$	$T_{3,n}$	$T_{4,n}$	$T_{5,n}$	$T_{6,n}$	$S_{1,n}$	$S_{2,n}$	$S_{3,n}$	$S_{4,n}$	$S_{5,n}$	$S_{6,n}$	$p_1(n)$	$p_1'(n)$	$p_2(n)$	$p_3(n)$
0	0,000	0,000	0,000	0,040	0,320	0,640	0,000	0,000	0,000	0,040	0,320	0,640				
1	0,011	0,071	0,018	0,036	0,288	0,576	0,018	0,070	0,000	0,037	0,292	0,584	0,135	0,200	0,200	0,200
2	0,027	0,134	0,017	0,033	0,263	0,526	0,033	0,144	0,002	0,033	0,266	0,532	0,168	0,197	0,200	0,200
3	0,041	0,192	0,018	0,030	0,239	0,479	0,047	0,192	0,003	0,030	0,243	0,485	0,177	0,197	0,200	0,200
4	0,054	0,245	0,018	0,027	0,218	0,437	0,060	0,245	0,004	0,028	0,221	0,442	0,181	0,196	0,200	0,200
5	0,066	0,293	0,018	0,025	0,199	0,398	0,072	0,294	0,005	0,025	0,201	0,403	0,185	0,196	0,200	0,200
6	0,077	0,338	0,018	0,023	0,181	0,363	0,082	0,338	0,006	0,023	0,184	0,367	0,187	0,196	0,200	0,200
7	0,088	0,378	0,018	0,021	0,165	0,330	0,092	0,379	0,006	0,021	0,167	0,335	0,188	0,196	0,200	0,200
8	0,097	0,414	0,018	0,019	0,150	0,301	0,101	0,415	0,007	0,019	0,153	0,305	0,189	0,196	0,200	0,200
9	0,105	0,448	0,018	0,017	0,137	0,275	0,110	0,449	0,007	0,017	0,139	0,278	0,190	0,196	0,200	0,200
10	0,113	0,478	0,018	0,016	0,125	0,250	0,117	0,480	0,007	0,016	0,127	0,253	0,191	0,196	0,200	0,200
11	0,120	0,506	0,017	0,014	0,114	0,228	0,124	0,507	0,008	0,014	0,115	0,231	0,192	0,196	0,200	0,200
12	0,127	0,532	0,017	0,013	0,104	0,208	0,130	0,533	0,008	0,013	0,105	0,210	0,192	0,196	0,200	0,200
13	0,133	0,555	0,016	0,012	0,095	0,189	0,136	0,556	0,008	0,012	0,096	0,192	0,193	0,197	0,200	0,200
14	0,138	0,576	0,016	0,011	0,086	0,172	0,141	0,577	0,008	0,011	0,087	0,175	0,193	0,197	0,200	0,200
15	0,143	0,597	0,015	0,010	0,079	0,157	0,146	0,597	0,008	0,010	0,080	0,159	0,194	0,197	0,200	0,200



TABLEAU II  
 $N_1 = 2$        $N_2 = 5$        $\lambda = 0,1$

$n$	$T_{1,n}$	$T_{2,n}$	$T_{3,n}$	$T_{4,n}$	$T_{5,n}$	$T_{6,n}$	$S_{1,n}$	$S_{2,n}$	$S_{3,n}$	$S_{4,n}$	$S_{5,n}$	$S_{6,n}$	$p_1(n)$	$p'_1(n)$	$p_3(n)$	$p'_3(n)$
0	0,000	0,000	0,000	0,250	0,500	0,250	0,000	0,000	0,000	0,040	0,320	0,640				
1	0,033	0,033	0,033	0,036	0,288	0,576	0,044	0,044	0,000	0,055	0,308	0,550	0,500	0,500	0,200	0,229
2	0,053	0,107	0,019	0,049	0,277	0,499	0,059	0,106	0,003	0,048	0,279	0,504	0,331	0,357	0,229	0,226
3	0,067	0,161	0,021	0,044	0,251	0,454	0,075	0,163	0,004	0,044	0,254	0,459	0,299	0,316	0,226	0,226
4	0,084	0,213	0,021	0,040	0,229	0,413	0,090	0,214	0,005	0,040	0,232	0,418	0,283	0,296	0,226	0,226
5	0,097	0,259	0,021	0,036	0,209	0,377	0,103	0,261	0,006	0,037	0,211	0,381	0,273	0,284	0,226	0,226
6	0,110	0,302	0,021	0,033	0,190	0,343	0,116	0,304	0,007	0,034	0,193	0,348	0,267	0,276	0,226	0,226
7	0,121	0,341	0,021	0,030	0,173	0,313	0,127	0,343	0,008	0,031	0,176	0,317	0,263	0,270	0,226	0,226
8	0,132	0,377	0,021	0,027	0,158	0,285	0,137	0,378	0,008	0,028	0,160	0,289	0,259	0,266	0,226	0,226
9	0,142	0,409	0,020	0,025	0,144	0,260	0,146	0,411	0,009	0,025	0,146	0,263	0,257	0,263	0,226	0,226
10	0,150	0,439	0,020	0,023	0,131	0,237	0,155	0,440	0,009	0,023	0,133	0,240	0,255	0,260	0,226	0,226
11	0,158	0,466	0,020	0,021	0,119	0,216	0,163	0,467	0,009	0,021	0,121	0,219	0,254	0,258	0,226	0,226
12	0,166	0,490	0,019	0,019	0,109	0,197	0,170	0,492	0,009	0,019	0,110	0,199	0,253	0,257	0,226	0,226
13	0,173	0,513	0,018	0,017	0,099	0,179	0,176	0,515	0,009	0,018	0,101	0,182	0,252	0,255	0,226	0,226
14	0,179	0,534	0,018	0,016	0,091	0,163	0,182	0,535	0,009	0,016	0,092	0,165	0,251	0,254	0,226	0,226
15	0,185	0,552	0,017	0,014	0,083	0,149	0,188	0,554	0,009	0,015	0,084	0,150	0,251	0,253	0,226	0,226

TABLEAU III  
 $N_1 = 2$        $N_2 = 5$        $\lambda = 0,1$

$n$	$T_{1,n}$	$T_{2,n}$	$T_{3,n}$	$T_{4,n}$	$T_{5,n}$	$T_{6,n}$	$S_{1,n}$	$S_{2,n}$	$S_{3,n}$	$S_{4,n}$	$S_{5,n}$	$S_{6,n}$	$p_1(n)$	$p'_1(n)$	$p_3(n)$	$p'_3(n)$
0	0,000	0,000	0,000	0,040	0,320	0,640	0,000	0,000	0,000	0,250	0,500	0,250				
1	0,011	0,071	0,018	0,225	0,450	0,225	0,018	0,070	0,000	0,210	0,441	0,262	0,135	0,200	0,500	0,471
2	0,047	0,100	0,031	0,189	0,396	0,236	0,057	0,110	0,002	0,193	0,403	0,236	0,320	0,339	0,471	0,474
3	0,081	0,140	0,030	0,173	0,363	0,214	0,090	0,148	0,004	0,176	0,367	0,215	0,368	0,379	0,474	0,474
4	0,113	0,174	0,031	0,158	0,330	0,194	0,121	0,198	0,006	0,160	0,334	0,196	0,392	0,399	0,474	0,474
5	0,141	0,206	0,031	0,144	0,301	0,177	0,149	0,214	0,008	0,146	0,305	0,179	0,406	0,411	0,474	0,474
6	0,167	0,235	0,031	0,131	0,274	0,161	0,175	0,242	0,009	0,133	0,278	0,163	0,416	0,419	0,474	0,474
7	0,191	0,262	0,031	0,120	0,250	0,147	0,198	0,269	0,010	0,121	0,253	0,149	0,422	0,425	0,474	0,474
8	0,213	0,286	0,031	0,109	0,228	0,138	0,220	0,292	0,011	0,110	0,231	0,135	0,427	0,429	0,474	0,474
9	0,233	0,308	0,030	0,099	0,207	0,122	0,239	0,314	0,012	0,101	0,210	0,123	0,431	0,432	0,474	0,474
10	0,251	0,328	0,029	0,091	0,189	0,111	0,257	0,334	0,012	0,092	0,192	0,113	0,433	0,435	0,474	0,474
11	0,268	0,347	0,029	0,083	0,173	0,101	0,274	0,355	0,013	0,084	0,175	0,103	0,436	0,437	0,474	0,474
12	0,283	0,364	0,028	0,075	0,157	0,092	0,289	0,369	0,013	0,076	0,159	0,093	0,438	0,439	0,474	0,474
13	0,297	0,379	0,027	0,069	0,143	0,084	0,303	0,384	0,013	0,069	0,145	0,085	0,439	0,440	0,474	0,474
14	0,310	0,394	0,026	0,062	0,131	0,077	0,315	0,398	0,013	0,063	0,132	0,078	0,441	0,442	0,474	0,474
15	0,322	0,407	0,025	0,057	0,119	0,070	0,327	0,411	0,013	0,058	0,121	0,071	0,442	0,443	0,474	0,474

## BIBLIOGRAPHIE

- [1] M. GILLOIS, La relation de dépendance en génétique. *Ann. Inst. Henri Poincaré*, sect. B : *Calcul des Probabilités et Statistique*, Vol. II, n° 3, 1966, p. 261-278.
- [2] M. GILLOIS, *Logica, matematica de la herencia*. Un vol., Buenos Aires (*sous presse*), 1967.
- [3] M. GILLOIS, L'homogamie dans une population d'effectif limité, *Ann. Inst. Henri Poincaré*, sect. B : Vol. II, n° 4, 1966, p. 299-347.
- [4] M. GILLOIS, La relation d'identité en génétique. *Thèse Fac. Sciences*, Paris, 1964, 294 pages.
- [5] Ph. L'HÉRITIER, *Traité de génétique. La génétique des populations*, t. 2, 1954, p. 345-518. Presses Universitaires de France, Paris.
- [6] G. MALÉCOT, *Probabilités et hérédité*. Cahier n° 47, I. N. E. D., Presses Universitaires de France, 1966.

(Manuscrit reçu le 17 juillet 1968).

---